



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

This work must be consulted
in the Boston Medical Library
8 Fenway

★
No 3760^a 50

R-3

98



This work must be consulted
in the Boston Medical Library
8 Fenway

★
No 3760^a 50

B.73

98

4/14

4/29

ARCHIV
FÜR DIE GESAMMTE
PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. E. F. W. PFLÜGER,

**ORD. ÖFFENTL. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES ZU BONN.**

DREIUNDSIEBZIGSTER BAND.

MIT 11 TAFELN UND 96 TEXTFIGUREN.

BONN, 1898.

VERLAG VON EMIL STRAUSS.

+ 3760250
B. 73
1898

Apr. 15, 1899
10, 11, 12

YU. 10. 11. 12.

10. 11. 12.

10. 11. 12.

10. 11. 12.

10. 11. 12.

Inhalt.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 19. September 1898.

	Seite
Vergleichend-physiologische Studien zur Statocysten-Function I. Ueber den angeblichen Gehörsinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen. Von Dr. Theodor Beer, Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Uni- versität Wien.	1
Die physiologischen Herzgifte. I. Theil. Von E. von Cyon. (Mit 18 Textfiguren)	42
Beiträge zur Lehre von der Blutbewegung in den Venen. III. Mittheilung. Ueber Wechselbeziehungen zwischen den Druckverhältnissen in den Arterien und Venen des grossen Kreislaufes. Von Philipp Knoll. (Universität Prag.) (Hierzu Tafel I, II und III).	71
Ueber die Schnelligkeit der Augenbewegungen. Von Ober- stabsarzt Dr. Guillery, Köln. (Mit 3 Textfiguren) . .	87

Drittes und viertes Heft.

Ausgegeben am 13. October 1898.

Studien auf dem Grenzgebiete des localisirten Sehens. Von Sigm. Exner, Prof. der Physiologie in Wien. (Mit 15 Textfiguren und Tafel IV und V)	117
Neue Beiträge zur Fettbestimmung in thierischen Geweben und Flüssigkeiten. Von Joseph Nerking. (Mit 1 Textfigur.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Bonn) .	172
Experimentelle Untersuchungen über die functionelle Ausschal- tung einzelner Muskeln, beziehungsweise Muskelgruppen des Kehlkopfes. Von Dr. Michael Grossmann, Privat- docenten in Wien. (Mit 1 Textfigur.) (Aus dem physio- logischen Institut der Universität Wien).	184

Fünftes und sechstes Heft.

Ausgegeben am 20. October 1898.

Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. II. Ueber ein celluloselösendes Enzym im Lebersecret der Schnecke (<i>Helix pomatia</i>). Von W. Biedermann und cand. med. P. Moritz. (Hierzu Tafel VI und VII.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena)	219
Ueber Schwankungen des Vagusstromes bei Volumänderungen der Lunge. Von Dr. Max Lewandowsky, Berlin. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Halle a. S.) .	288
Entgegnung auf einen Angriff E. v. Cyon's. Von Dr. Rich. v. Zeynek	297

Siebentes und achtes Heft.

Ausgegeben am 24. October 1898.

Untersuchungen über den Hämoglobingehalt und die Zahl der rothen und weissen Blutkörperchen in den verschiedenen menschlichen Lebensaltern unter physiologischen Bedingungen. Von Wilh. Schwinge, cand. med. Von der Göttinger medic. Facultät gekrönte Preisschrift. (Hierzu Tafel VIII und IX)	299
Die physiologischen Herzgifte. II. Theil. Von E. von Cyon. (Mit 30 Textfiguren)	339
Ueber reflectorische negative Schwankung des Nervenstroms und die Reizleitung im Reflexbogen. Von J. Bernstein. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Halle a. S.) .	374
Die Folgen einer linearen Längsquetschung des Froschherzens. Vorläufige Mittheilung von M. v. Vintschgau. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Innsbruck.) .	381

Neuntes Heft.

Ausgegeben am 10. Norember 1898.

Studien über Hirncirculation und Hirnoedem. Erste Mittheilung. Ueber das Vagus-Phänomen bei hohem Blutdrucke. Von Docent Dr. Arthur Biedl und Dr. Max Reiner. (Hierzu Tafel X.) (Aus dem Institut für allgem. und experim. Pathologie der Wiener Universität)	385
---	-----

	Seite
Die physiologischen Folgen der Gastroenterostomie. Von Dr. Siegfried Rosenberg (Berlin). (Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der kgl. landw. Hochschule zu Berlin)	408
Ueber die physiologische Wirkung von Alkalien und Säuren in starker Verdünnung. Von Jacques Loeb. (From the Hull Physiological Laboratory of the University of Chicago)	422
Ein paar Worte an Dr. Rich. v. Zeynek. Von E. von Cyon	427

Zehntes Heft.

Ausgegeben am 19. December 1898.

Zur Messung der Muskelkraft am Menschen. Nach Versuchen von cand. med. C. Hein und von Dr. med. Th. Siebert. Von L. Hermann. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)	429
Die Kohlensäure als Athmungsreiz. Von A. Kroppeit, cand. med. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)	438
Beiträge zur Kenntniss des galvanischen Wogens. Von Emil Meirowsky, cand. med. Mit einem Anhang von L. Hermann. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)	442
Experimentelle Studien über den Reflexmechanismus der Harnblase. Von Dr. Alfons Hanč. (Aus dem Laboratorium des Professor von Basch)	453
Die Verrichtungen der Hypophyse. Dritte Mittheilung. Von E. von Grützner.	483
Zur Kenntniss des Stoffwechsels der Fische. Von Karl Knauth. (Aus dem thierphysiol. Institut der königl. landw. Hochschule zu Berlin)	490

Elftes und zwölftes Heft.

Ausgegeben am 5. Januar 1899.

Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Von Dr. Theodor Beer, Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität Wien. (Mit 14 Textfiguren)	501
---	-----

	Seite
Experimentelle Studien über die Ernährung des isolirten Säugethierherzens. Von Dr. Hans Rusch. (Mit 12 Textfiguren und Tafel XI.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Rostock)	585
Ueber die Wirkung der ätherischen Oele auf Pilze. Von Th. Bokorny	555
Ueber den Cholestearingehalt der Blutkörperchen. Von Eberhard Hepner. (Aus dem chem. Laboratorium des physiologischen Instituts der Universität Breslau)	595
Ueber den Mechanismus des Zehenstandes. Zum Theil nach Untersuchungen von Gräfin Dr. M. v. Linden. Von P. Grützner (Tübingen). (Mit 14 Textfiguren) . . .	607

Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunction.

I. Ueber den angeblichen Gehörsinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen.

Von

Dr. **Theodor Beer**,

Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität Wien.

„Rosenthal — der das Gehörorgan der Krebse zuerst beschrieb — schloss auf ein Geruchorgan, weil Nerv und Cochlea vorhanden seien! Heute sehen wir ganz verwundert, wie locker diese Schlussfolgerungen waren; hinter welchen falschen Analogieen mögen sich unsere Trugschlüsse wohl bergen?“
(Hensen, Studien über das Gehörorgan der Dekapoden.)

I. Einleitung.

Die Frage, ob niederen Thieren der Gehörsinn zukommt, musste die Aufmerksamkeit der Physiologen erregen, nachdem Goltz, Mach, Crum-Brown und Breuer die Lehre vom statischen Sinne begründet hatten, nachdem es äusserst wahrscheinlich geworden war, dass gewisse Theile des inneren Ohres bei den höheren Wirbelthieren, der Bogengang- und der Otolithenapparat, mit der Hörfunction nichts zu thun haben. Wenn sich nur dem Otolithenapparat entsprechende Organe bei niederen Thieren fanden, die vielleicht gar nicht hören konnten, so musste die Richtigkeit der Auffassung, dass solche Organe statischer Function dienen, sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Früher galt es als selbstverständlich, dass alle die Thiere, bei denen die Zoologen „Hörorgane“ beschrieben, auch hören konnten. Als man aber solche Thiere Hörprüfungen unterwarf, zeigte sich oft, dass sie keine Reaction auf Schall aufwiesen: Chun und Verworn haben die Ktenophoren gegen Schall völlig unempfindlich gefunden. Lubbock sagt vom „Gehörorgan“ der Würmer: „Es ist möglich, dass diese Organe im Grunde genommen mehr dazu dienen, die Bewegungen im Wasser zu empfinden als

zum Hören.“ Delage und Uexküll sahen bei Kephelopoden niemals eine Reaction auf Schall. Versuche von Cyon haben zuerst Zweifel an dem früher allgemein angenommenen Hörvermögen der Fische erweckt. Er sagt vom „Hörorgan“ der Neunaugen: „... Wie man sieht, ist es schwierig, ungünstigere Bedingungen für die Fortpflanzung des Schalles bis zu den Nervenenden zu finden . . . Mir ist es in der That nie gelungen, bei den Neunaugen die geringste Reaction auf Geräusche hervorzurufen. Sie sind sehr empfindlich gegen die Lichtstrahlen, entweichen schnell, sobald auch nur schwaches Licht ihre Augen trifft. Die stärksten Geräusche dagegen sind nicht im Stande, sie zum Verlassen ihres Platzes zu bewegen.“ Versuche von Bateson an vielen Fischen in den Aquarien der biologischen Station zu Plymouth führten auch zu Zweifeln am Hörvermögen der Teleostier. Bateson führt die Berichte vom Rufen oder Läuten zur Fütterung darauf zurück, dass die Fische die läutenden oder rufenden Personen wohl sehen oder auch den durch die Tritte den Wandungen des Teiches oder Behälters mitgetheilten Schall durch die Erschütterung fühlen konnten. Die Richtigkeit dieser Vermuthung wurde durch die Versuche Kreidl's an den Salmoniden der Fischteiche in Kremsmünster bewiesen. Kreidl zeigte auch, dass — nach Hensen's Vorgang an Krebsen — strychninisirte Goldfische, die beim Anstreichen tönender, ins Wasser tauchender Stäbe keine Reactionsbewegung zeigten, beim Antupfen solcher Stäbe zusammenzuckten; ferner, dass der Erschütterungsreflex, um den es sich hierbei handelte, auch nach Entfernung des Labyrinths sammt Statolithen und Nerven, ja selbst nach Entfernung des Grosshirns und eines Theiles des Mittelhirns nachzuweisen war

So kam ich, als ich gelegentlich eines Vortrages¹⁾ die Literatur dieses Gebietes zusammenstellte, zu dem Resumé: Wir müssen unsere Annahmen über die früher wohl beglaubigte Sinnesfunction der „Hörorgane“ der unermesslichen Thierschaaren abwärts von den Amphibien so weit einschränken, dass, wenn wir sie — mit Ausnahme einiger Gruppen der Gliederthiere — vielleicht noch nicht gerade für taub erklären müssen, doch zum mindesten sagen können, dass vorläufig keine Thatsachen, keine zwingenden Beweise vorliegen,

1) Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über das Hören der Thiere. Wiener klin. Wochenschrift Nr. 39. 1896.

die uns bestimmen könnten, diesen Thieren ein Gehörvermögen in unserem Sinne zuzusprechen.

Die Gliederthiere, die hier auszunehmen waren, sind: Unter den Arachnoideen nach Dahl die echten Spinnen, unter den Insecten nach Graber die Küchenschaben (*Blatta*), Ruderwanzen (*Corixa*), Wasserskorpione (*Nepa*), einige Käfer (*Coccinella*, *Carabus*, *Dytiscus*¹⁾, *Cerambyx* nach Will unter den Krebsen, nach Hensen Dekapoden (*Palaemon*), Schizopoden (*Mysis*), Brachyuren (*Carcinus*).

Die Angaben von Hensen über das Hörvermögen und die Hörorgane der Krebse erregten zu ihrer Zeit besonderes Interesse, weil sie von der vergleichenden Physiologie her eine Stütze für die Helmholtz'sche Theorie von der consonirenden Schwingung der Basilarmembranfasern zu liefern schienen²⁾.

Da ich die Versuche, aus denen das Hörvermögen der Krebse erschlossen wurde, und besonders ihre Deutung aber nicht für einwandfrei hielt, war mir die Gelegenheit erwünscht, während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel die Frage vom Hören der Krebse an dem reichen Material von Crustaceen, das dort zur Verfügung steht, selbst zu studiren.

Für die Bewilligung eines Arbeitsplatzes bin ich dem österreichischen Ministerium für Kultur und Unterricht, für freundliches Entgegenkommen bei meiner Arbeit der Leitung der Station und besonders Prof. Schönlein, dem Vorstande der physiologischen Abtheilung, zu bestem Danke verpflichtet.

II. Angaben aus der Literatur.

Die Frage, ob die Krebse hören, hat man sich offenbar im Alterthum schon vorgelegt und — ebenso wie die Frage nach dem Hörvermögen der Fische — bejahend beantwortet. Aelian sagt im 17. seiner „*libri de natura animalium*“: „Die Paguren werden

1) Das Hörvermögen dieses Wasserkäfers wird von Nagel bestätigt.

2) In der vierten Ausgabe seiner „Lehre von den Tonempfindungen“ sagt Helmholtz: „... Durch diese Beobachtungen ist die Existenz solcher Verhältnisse, wie wir sie für die menschliche Schnecke vorausgesetzt haben, für die genannten Crustaceen direct erwiesen, was von um so grösserem Werthe ist, als wir bei der verborgenen Lage und der leichten Zerstörbarkeit der betreffenden Organe des menschlichen Ohres wenig Aussicht haben, jemals einen so directen Beweis der verschiedenen Stimmung seiner einzelnen Theilchen führen zu können.“

von den Fischern mit Hülfe von Musik gefangen. Sie beginnen nämlich, während jene in der Tiefe verborgen sind, auf einem Instrument „*photinium*“ zu spielen. Sobald die Krebse dies hören, werden sie sofort nicht nur bewogen, aus der Tiefe hervorzukommen, sondern sie springen sogar vor Entzücken aus dem Meer heraus. Während die auf der Flöte spielenden Fischer sich zurückziehen, werden jene, ihnen folgend, im Trockenen gefangen. Weber bemerkt hiezu: Wenn auch diese Erzählung des Aelian für eine Entstellung der Wahrheit zu erachten ist, so beweist sie doch sicherlich, dass die Alten über das sehr feine Gehör der Paguren unterrichtet waren.

Minasi, ein gelehrter Dominicaner, der den „Hörzylinder“ der Krebse zuerst beschrieben hat, sagt in seiner Abhandlung „*Su de' timpanetti dell' udito nel granchio paguro*“: „Nicht gering ist die Schärfe, womit die Paguren (Einsiedlerkrebse) auch von Weitem jeden geringen Schall wahrnehmen; wenn man in dunkler Nacht bei ruhigem Meer mit entzündeten Fackeln darauf ausgeht, sie zu fangen und ein Fischer spricht nur oder macht ein leises Geräusch, während ein anderer bereit ist, den Krebs zu fangen, dann entflieht dieser, durch das Licht schon überrascht und verblüfft, im selben Moment oder springt in's Meer. Wenn ich in den Höhlen des felsigen Scillaufers still stand, um zu beobachten, wie so ein schlauer Pagurus einer Patella auflauert — eine kleine Muschel, welche, wenn sie ihn sieht, auf ihrem Wege plötzlich anhält und sich fest anheftet — dann habe ich oft bemerkt, dass, bevor noch an mein Ohr ein Ton oder Geräusch aus der Ferne drang, der Krebs Zeichen von Furcht gab und sich plötzlich mit dem Bauch zu Boden streckte. Ein anderer Krebs hörte früher als ich das Glockengeläute aus der Kirche S. Maria delle Grazie, als ich in der Nähe am Ufer spazierte, um über seinen Gehörsinn zu speculiren. Endlich hielt ich auf meinem Zimmer in einem Thongefäss viele grosse Exemplare durch vier Tage. Sobald die Sonne unterging, begannen sie mit ihren Beinen Lärm zu machen, indem sie versuchten hinauszuklettern. Aber sobald sie die Glocke hörten, hielten sie plötzlich inne; nach einigen Minuten begannen sie wieder denselben Lärm zu machen, um hervorzukommen. Ich setzte einen für sich in ein gefirnisstes Becken, löschte das Licht aus und näherte mich dann, als ich ihn gleich den anderen herumkrabbeln hörte, ganz sachte; aber kaum war ich nahe gekommen, als er sich beruhigte; ich vermuthete, dass

er mich doch gesehen haben oder athmen gespürt oder durch irgend eine Bewegung gemerkt haben könnte und deckte das Gefäss daher mit einem Folianten zu. Nach kurzer Zeit begann er wieder herumzukrabbeln und hielt nur inne, wenn ich laut sprach oder hustete, oder wenn die Glockenuhr schlug.“

Der von Minasi beschriebene „Hörcylinder“ ist nach den Untersuchungen von Neuwyler, Haeckel, Leydig, Hensen gar nicht als Sinnesorgan aufzufassen. Das von den späteren Forschern als Gehörorgan angesprochene Gebilde wurde 1811 von Rosenthal zuerst beschrieben, von Treviranus, der zuerst den Sand in der Otocyste fand, bestätigt.

Der Engländer Farre beschrieb die Hörblase des Flusskrebses, des Hummers, der Languste, des Einsiedlerkrebses; sie liegt in der Basis der inneren Antenne, von einer dünnen kalkfreien Membran bedeckt, an deren vorderem Ende eine kleine runde Oeffnung sich befindet. Die durch diese Oeffnung hineingekommenen Sandkörnern entsprechen den Otolithen anderer Thiere. Sie sitzen hohlen und ausserordentlich fein gefiederten Haaren auf, welche in mehreren Reihen einer halbzirkelförmigen Linie der unteren Blasenwand entspringen.

In den Haaren sieht Farre eine Einrichtung, um die Nervenenden in der Weise zu vervielfältigen, dass sie die leisesten Schwingungen der Flüssigkeit, welche den Sack ausdehne, empfänden. Um diese Wirkung noch zu verstärken, seien Sandkörner hinzugebracht, die, sich frei in dem flüssigen Inhalt des Sackes bewegend, beträchtlich die Vibrationen der Flüssigkeit vermehren würden. Jedoch wahrscheinlich würden die Nerven noch kräftiger durch einen unmittelbaren Contact mit den Steinen selbst erregt. Die Thatsache, dass die Steine immer auf derjenigen Oberfläche sassen, welche bei gewöhnlicher Lage des Thieres die niedrigste sei, dass folglich die Steine durch ihr Gewicht stets in Berührung oder dicht an den Haaren sein müssten, scheine anzuzeigen, dass unmittelbare Berührung nöthig für die Function dieses Organs wäre. Die leiseste Bewegung der Flüssigkeit bringe ein oder mehr Partikel in Berührung mit ein oder mehreren Haaren, und in Betracht der Verbreitung der Haare und ihres zarten Flaumes sei es fast unmöglich, dass die geringste Bewegung in der Flüssigkeit eintreten könne, ohne Sandtheile in Berührung mit den Fortsätzen zu bringen und so die Fortpflanzung der Bewegung zu bewirken.

Sehr vorsichtig sagt Farre: „Es ist bemerkenswerth, dass das Hörorgan in seinen wesentlichen Zügen nichts Anderes zu sein scheint, als eine Reihe feinsten Antennen, denn sogar die Form der Antenne mit ihrem Randsaum von Haaren ist in den bewimperten Fortsätzen des inneren Organes wiederholt, nur mit dem Unterschied, dass die letzteren ungleich zarter und daher viel besser geeignet sind, die feinsten Vibrationen aufzunehmen. Man betritt hier das Reich der Speculation, wenn man die präzise Natur des fraglichen Sinnesorganes ergründen will. Ich habe eher angenommen, dass es dem gewöhnlichen Hören dient, zumal die Ansicht allgemein verbreitet ist, dass die Cruster sehr schallempfindlich sind. Aber wenn es ein Hörorgan sein soll, so ist es doch auffallend, dass es in anatomischer Hinsicht nichts Anderes als die Wiederholung — allerdings in feinerer Ausführung — eines Tastorganes ist . . .“

Nach Hensen's „Studien über das Gehörorgan der Dekapoden“, die in anatomisch-histologischer Beziehung und auch durch die Anbahnung experimenteller Erforschung der Function des Organes werthvoll geblieben sind, besteht der Gehörapparat der höheren Krebse darin, dass von der Endganglie eines Nerven ein feiner Faden in ein Chitinhaar hineintritt und an einen eigenthümlich gebildeten Theil der Haarwand sich festsetzt. Diese Haarwand ist so locker mit der Schalenhaut verbunden, dass sie bei entsprechenden Tönen recht bedeutende Schwingungen vollführen kann und vollführt. Das Haar selbst geht zuweilen noch in oder zwischen Steine hinein. Bei den Crustaceen mit offenen Hörblasen, wie beim Flusskrebs oder Hummer z. B., bestehen die Otolithen aus Sand; bei der Häutung werfen diese Thiere ihre Gehörblase und die Otolithen ab und bilden sich solche aus den ihnen zur Verfügung stehenden Partikelchen, indem sie solche mit den Scheeren sich einführen oder indem sie mit dem Kopf durch den Sand fahren. Die Otolithen in geschlossener Blase unterscheiden sich von den erstgenannten durch ihren Bau, ihre Glätte, Streifen und Schichtungslinien. Bei *Mysis* liegen die rundlich-scheibenförmigen Steine im Schwanzanhang. Auch diese Thiere werfen in gewissen Perioden die Gehörblase sammt dem Otolithen ab.

In seiner „Physiologie des Gehörs“ sagt Hensen: „Es ist für die höheren Krebse der Befund gemacht, dass die Endapparate,

welche den Otolithen tragen, soweit aus der Form zu entnehmen ist, abgestimmte Apparate sind. Dem Otolithensand des Hummers anliegend sind z. B. 468 Nervenendhaare gezählt, von denen keines die gleiche Grösse hat, und die sich in continuirlicher Abstufung folgen. Das grösste ist 0,72, das kleinste 0,14 mm lang, und da alle anderen Dimensionen ähnlich abnehmen, ergibt sich ein Massenunterschied von 140:1. Mit den Dimensionen von Orgelpfeifen verglichen, würde obige Reihe etwa 3 Octaven umfassen . . . Ausser den Otolithen finden sich bei den Krebsen in demselben Raum, welcher die Steine birgt, oder an derselben Stelle, wo sich bei anderen Krebsen Otolithen finden, zuweilen ausserdem an der Körperoberfläche frei stehende Nervenanhänge¹⁾, deren Bedeutung als Hörhaare nach Art, Structur und Anordnung als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden kann . . . Der Bau aller dieser Anhänge ist so beschaffen, dass eine Erschütterung sich wohl in Nervenreizung umsetzen kann, wenn dieselbe genügend rasch und intensiv erfolgt, denn das Nervenende wird durch Erschütterungen hin und her gerissen . . .“

Hensen meint nun, dass „jedes Haar auf einen bestimmten Ton abgestimmt sein müsse, indem nur die betreffenden Wellen immer so zur rechten Zeit an die schwingenden Theile des Haares anstossen können, dass es zu den stärksten Schwingungen gebracht wird“.

Mit Hülfe eines Apparates, dessen Beschreibung im Originale nachgelesen werden mag, wurden die Töne eines Klapphornes dem Wasser zugeleitet, in dem auf einer Nadel eine *Mysis* befestigt war. Es ergab sich bei Beobachtung der „Hörhaare“ auf der Körperoberfläche, dass sie bei Zuleitung starker Töne in Schwingung kamen, und dass namentlich der Nerv dabei hin und her bewegt wurde, ferner zeigte sich, dass verschiedene Haare auf verschiedene

1) Hensen sagt: „Den Thieren ohne Hörblasen darf man wohl nur ein ziemlich stumpfes Gehör zuerkennen, denn nach Allem darf man vermuthen, dass die Schärfe des Gehörs von der Anwesenheit der Otolithen bedingt wird.“ An anderer Stelle freilich heisst es: „. . . Die Hörhaare der freien Fläche werden Krebse ohne Hörsack (z. B. *Pandalus*, *Tysanopus*) von einer völligen, hier ganz unvermittelt auftretenden Taubheit schützen. Aehnliche Bildungen vermitteln die Hörempfindung der Larven . . .“

Töne am stärksten reagierten¹⁾ . . . Die Härchen waren jedoch bei keinem genügend starken Ton völlig bewegungslos.

Zur Frage, ob die Krebse hören, sagt Hensen: „Dafür finden sich bereits von früheren Autoren Beweise vor; in diesen, die gewiss richtig sind, ist für unsere Zwecke eine Verwechslung mit Erschütterungen oder sogar mit Sehempfindungen nicht genügend ausgeschlossen. Die eigenen Beobachtungen möchten namentlich im Ganzen genommen mehr Sicherheit gewähren. Gerade die von mir untersuchten Thiere geben ausserordentlich leicht Zeichen der Schallempfindung, jedoch liegt eine gewisse Schwierigkeit darin, einen reinen Schall hervorzurufen.“

„In der Regel wird bei der Uebertragung eines plötzlichen, lauten Geräusches in das Wasser des Gefässes auch eine Erschütterung mitlaufen, die den Versuch unrein macht, doch habe ich allen Grund, letztere nicht für wirksam zu halten. Halte ich nämlich meine Hand frei in das Wasser des Aquariums und erzeuge nun durch Schlag auf den Boden der Stube oder die Wandungen des Gefässes ein Geräusch, so fühlt meine Hand davon nicht das mindeste, nicht einmal die Wellen, die durch Schwingungen der Wandungen auf der Oberfläche des Wassers erzeugt werden, die ohnehin erst relativ spät an sie herankommen. Anders ist es wohl, wenn die Hand die Wandungen des Gefässes berührt, doch solche Versuche kommen nicht in Frage. Ich hatte mich überzeugt, Schallreflexe vor mir gehabt zu haben, durch grössere Erschütterungen nicht getäuscht worden zu sein und darf dem Leser überlassen, darüber zu urtheilen.“

„Die Versuche wurden theils in einem Aquarium, theils in grossen Gläsern, einmal an frisch eingefangenen, dann wieder an längere Zeit gehaltenen Thieren gemacht. Wie ich die Vorsicht übte, ein Erschrecken durch den Gesichtssinn und sonst gröbere Täuschungen auszuschliessen, werde ich nicht beschreiben. Für die Hörversuche diente ein Geräusch, welches durch Anschlagen an solche Gegen-

1) Die Noten



geben ein Beispiel des Verhaltens dreier Haare desselben Thieres (Mysis) nach Hensen; „der Werth der Note gibt die Stärke der Schwingungen an; dass alle anderen Töne das Haar gänzlich in Ruhe liessen, soll nicht damit gesagt werden.“

stände, welche dasselbe dem Wasser zuleiten konnten, erzeugt ward. Trotz ihrer Unvollkommenheit gab ich dieser Art den Vorzug, da sie durch Bequemlichkeit eine grosse Reihe von Versuchen ermöglichte und da Glocken oder Pfeifen, die, an der offenen Mündung mit einer Membran versehen, ins Wasser tauchten, Reflexe nur schwach hervorriefen; rein in der Luft erzeugte Töne wirkten nicht, gingen aber auch, wie ich mit dem betreffenden Hörrohr mich zum Ueberfluss überzeugte, nicht ins Wasser über. Die Reaction war ein Sprung des Thieres; es scheint nämlich eine physiologische Einrichtung zu sein, dass sie durch Tonempfindungen ungewohnter Art zu einem Sprunge angeregt werden, um nur zunächst einmal ihren Ort zu wechseln und dann eventuell weiter zu fliehen. Sie haben es natürlich in ihrer Gewalt, diese Bewegung vollständig zu unterdrücken, und alte länger gehaltene Garneelen wird man nur selten und für einmal zu einem Sprunge durch Geräusch bewegen können.“

„Man erhält auf diese Weise mehr negative wie positive Resultate, aber letztere sind zahlreich genug und treten so kräftig und momentan ein, dass sie nichts zu wünschen übrig lassen.“

„*Palaemon antennarius*. Wenn man jüngere Thiere frisch eingefangen in das Aquarium bringt, wird jeder Ton, der vom Fussboden oder von den Wandungen der Gefässe aus erzeugt wird, sie momentan zu einem lebhaften Satz über das Wasser hinaus bewegen, eine Erschütterung der Wände ohne Schall lässt sie dagegen ruhig. Lässt man ein Brettchen frei auf dem Wasser treiben und erregt durch Berührung desselben mit einem Stab einen Ton, so erfolgt der Reflex; stösst man das Brett an, nachdem schon der Stab daran gelegt war, erregt man also eine Erschütterung ohne ihn. so erfolgt kein Sprung. Dabei ist freilich eine öftere Wiederholung der Versuche nöthig, denn die Thiere sind überhaupt scheu und erschrecken auch vermittelst ihres Gesichtssinnes; eine umsichtige und gewissenhafte Prüfung ergibt jedoch ohne Schwierigkeit, dass sie hören.“

„Wenn man eben durch den Ton des erwähnten Brettchens eine grössere Anzahl der frei an der Oberfläche schwimmenden Thiere über das Wasser herauftreibt, oder wenn eine im Aquarium völlig unmittelbare Bewegung meines Fusses am Boden das Gleiche bewirkt, so ist die Hörfähigkeit wohl bewiesen.“

„Wenn man übrigens diese Thiere in mit Strychnin versetztes

Salzwasser auf mehrere Stunden hineinbringt, lässt sich der Nachweis ihrer Hörkraft noch besser führen. Dann erzeugen selbst leise Töne im Hause, am Tische oder Glase Reflexe, und man kann das Thier durch wiederholte Töne in entsprechend häufigen Sprüngen im Glase umhertreiben. Dabei ist bemerkenswerth, dass von der äusseren Antenne ein Reflex nicht leicht kommt. Wenn das Thier, schon stark vergiftet, matt auf der Seite liegt, kann man es mit der Pincette an der äusseren Antenne in die Höhe ziehen, das Glas heben und das Wasser schütteln, es rührt sich nicht; setzt man das Glas nieder und erregt damit oder sonst wie einen Ton, so reisst es sich mit einem mächtigen Schlage los, um machtlos zu Boden zu sinken und dort in tonischen Krämpfen sich zu biegen. Die Thiere werden, wenn sie einzig noch athmend, aber fast bewegungslos auf dem Boden des Glases lagen, sich allmählig beleben, wenn man sie in reines Wasser setzt. Dann ist es interessant, sie zu beobachten, wenn sie wieder anfangen zu schwimmen; sie streifen ungeschickt im Glase umher, man achtet darauf, wenn sie nirgends die Wandungen berühren und erzeugt einen Ton; augenblicklich wirft ein Sprung sie auf den Boden des Gefässes, wo sie ruhig auf der Seite liegen bleiben. Richtet man sie auf, so hat das keinen Reflex zur Folge, sondern sie fangen von Neuem an zu schwimmen, und das Spiel kann wiederholt werden. Uebrigens stellt sich selbst während der Strychninvergiftung eine gewisse Abstumpfung gegen den Ton ein, die erst nach einiger Ruhe mehr verschwindet.“

„*Mysis spinulosus* ist durch Geräusche noch erregbarer, wie *Palaemon*, so dass Alles, was von jenem gesagt wird, in höherem Grade von *Mysis* gilt. Nur gelang es mir nicht, den letzteren zum Strychnintetanus zu bringen, es scheinen seine Respirationsganglien sich wie die der Körpermuskeln zu verhalten, was bei der Vergiftung einen raschen Tod zur Folge hat.“

Ein italienischer Forscher, Garbini, meint: „Dass die Crustaceen hören, ist nicht zu bezweifeln; es wissen es auch die Fischer, die sich ihnen deshalb in aller Stille nähern. *Palaemonetes*, welche ich in einem Aquarium hielt, machten alle bei dem geringsten Geräusch einen Sprung nach rückwärts und nahmen eine drohende Haltung ein, mit erhobenem Kopf, aufgerichteten Antennenfäden, nach oben gerollten Augen In dieser Stellung verharren sie, kaum die äusserste Spitze der Antennen bewegend, bis sie glauben (!), dass die Gefahr vorbei ist. Man muss also

sagen, dass das Thierchen ein überaus feines Gehör hat“

Solche Ansichten sind vielfach in die Literatur übergegangen. In den zoologischen Schriften ist noch immer vom „Gehörorgan“ der Krebse, von „Ohrsteinen“, von „Hörsand“ die Rede. Milne Edwards sagt: „Le sens de l'ouïe est très-développé chez les crustacés supérieurs“, und Jourdan meint, dass „die höheren Krebse für das geringste Geräusch ausserordentlich empfindlich sind“. Regnard (*La vie dans les eaux*) zweifelt nicht an der Existenz, sondern nur am Sitz des Gehörorgans, wenn er sagt: „ . . . nous n'avons trouvé aucune expérience faite pour démontrer que l'ablation de ces otocystes ait privés les crustacés du sens de l'ouïe“; denn auch er meint: „Les crustacés sont des animaux chez qui l'ouïe est très développée“. Sogar Delage spricht in seiner Arbeit über die Orientirungsfunktion der Otocysten nur davon, „que les otocystes ne sont pas seulement des organes de l'audition, mais qu'ils jouent un grand rôle dans l'orientation locomotrice. Car il ne viendra à l'idée de personne que c'est parce qu'ils sont sourds que les animaux opérés présentent de si grands troubles dans la locomotion.“

Bethe sagt: „Mysis kann nach Exstirpation der Otocysten zwar noch hören, aber nur unvollkommen. Wenigstens ist sie auf Geräusche hin bedeutend weniger reflexerregbar wie sonst.“

„Die Beobachtung Hensen's, dass *Mysis* für tiefe Töne mehr empfänglich ist als für hohe, kann ich bestätigen. Ich konnte bei ruhigem, klarem Wetter grosse Massen von *Mysis* von der kleinen Landungsbrücke in Klampenborg bei Kopenhagen aus beobachten. Setzte ich mit einer Stange das Wasser in gelinde Bewegung, so reagierten die Thiere gar nicht. Schlug ich aber mit einem Hammer gelinde an einen Brückenpfeiler, welcher einen tiefen Ton von sich gab, so wechselten die Thiere mit einem heftigen Schwanzschlag den Platz. Beim Anschlagen einer dünnen ins Wasser gestellten Latte von hohem Ton reagierten die Thiere wenig oder gar nicht.“

„Auch *Astacus fluviatilis* ist nach dem Zerstören der Otocysten lange nicht mehr so empfindlich gegen Geräusche wie sonst.“

An anderer Stelle sagt er: „Dass die Mysiden wirklich hören können, habe ich in Uebereinstimmung mit Hensen schon berichtet. Ich habe da auch gesagt, dass sie nach Exstirpation der Schwanzanhänge weniger empfindlich gegen Töne sind. Ob das nun auf die

Fortnahme der Otocysten oder auf Verletzung der freien Hörhaare zurückzuführen ist, kann ich noch nicht entscheiden. Da es nun noch nicht ausgeschlossen erscheint, dass unser Organ auch der Gehörfunktion dient, so habe ich den vortrefflichen Ausdruck ‚Statocyste‘ (Verworn) noch nicht angewandt, sondern den alten Ausdruck ‚Otocyste‘ beibehalten . . .“

III. Kritisches.

Dass die Krebse in den angeführten Versuchen Reactionen auf schwingende Bewegungen zeigten, die der Untersucher als Schall empfand, soll nicht bezweifelt werden, aber gegen Hensen's Deutung der beobachteten Thatsachen ist von vornherein Folgendes einzuwenden. Hensen sagt: „Es liegt eine gewisse Schwierigkeit darin, einen reinen Schall hervorzurufen. In der Regel wird bei der Uebertragung eines plötzlichen lauten Geräusches in das Wasser des Gefässes auch eine Erschütterung mitlaufen, die den Versuch unrein macht.“

Dies ist physikalisch nicht ganz richtig; es liegt nicht nur eine gewisse Schwierigkeit darin, sondern es ist einfach unmöglich, einen „reinen“ Schall — dies soll nämlich hier offenbar heissen einen Schall, bei dem gar keine Bewegung im Wasser stattfände — in diesem hervorzubringen. Physiologisch wiederum kann man von Schall überhaupt nicht sprechen, so lange nicht die Existenz eines Gehörorganes bewiesen ist, und es sollte ja erst untersucht werden, ob die Krebse hören können. Es liegt also hier schon der Gedanke nahe, dass die Krebse — Hensen sagt: „Es scheint eine physiologische Einrichtung zu sein, dass sie durch Tonempfindung ungewohnter Art zu einem Sprunge angeregt werden“ — wenn sie mit Bewegungen antworteten, nicht einzig und allein eine Schallempfindung gehabt haben mussten, sondern ebensowohl auf die gefühlte Erschütterung reagirt haben konnten. Dies wird um so wahrscheinlicher, als diese Erschütterungen gar nicht gering waren, und Hensen selbst sagt: „Für die Hörversuche diente ein Geräusch, welches durch Anschlagen an solche Gegenstände, welche dasselbe dem Wasser zuleiten konnten, erzeugt ward. Trotz ihrer Unvollkommenheit gab ich dieser Art den Vorzug, da sie durch Bequemlichkeit eine grosse Reihe von Versuchen ermöglichte und da Glocken oder Pfeifen, die, an der offenen Mündung mit einer Mem-

bran versehen, ins Wasser tauchten, Reflexe nur schwach hervorriefen.“

Hensen dachte natürlich auch daran, dass die Erschütterung den Versuch unrein machte. Aber er sagt: „Ich habe allen Grund, sie nicht für wirksam zu halten. Halte ich nämlich meine Hand frei in das Wasser des Aquariums und erzeuge nun durch Schlag auf den Boden der Stube oder die Wandungen des Gefäßes ein Geräusch, so fühlt meine Hand davon nicht das mindeste.“ Diese Thatsache mag richtig sein oder gewesen sein, aber die Deutung, dass deshalb auch die Krebse die Erschütterung nicht fühlen konnten, ist logisch nicht zwingend; ihre Empfindlichkeit für Erschütterungen, oder sogar schon die Empfindlichkeit einer anderen menschlichen Hand, konnte ja eine höhere sein.

Von *Paluemon antennarius* sagt Hensen: „Jeder Ton, der vom Fussboden oder von den Wandungen der Gefässe aus erzeugt wird, bewegt sie momentan zu einem lebhaften Satz über das Wasser hinaus, eine Erschütterung der Wände ohne Schall lässt sie dagegen ruhig. Lässt man ein Brettchen frei auf dem Wasser treiben und erregt durch Berührung desselben mit einem Stab einen Ton, so erfolgt der Reflex, stösst man das Brett an, nachdem schon der Stab daran gelegt war, erregt also eine Erschütterung ohne Ton, so erfolgt kein Sprung.“ Bei der Deutung dieser Thatsachen liegt der logische Fehler in der Gleichstellung der offenbar verschiedenen Erschütterungen; man müsste nicht „eine“ Erschütterung ohne Ton, sondern dieselbe Erschütterung wie im ersten Falle, aber ohne Ton erzeugen.

Eigene Versuche.

Da man nicht zugleich ein Mensch und ein Krebs sein kann, da wir uns überdies mit den Krebsen nicht verständigen können, so ist die Frage, ob sie ebensolche Schallempfindungen haben, wie wir und andere hochstehende Wirbelthiere, nicht zu beantworten. Aus anatomisch-histologischen Gründen könnte man, von der Meinung ausgehend, dass zum Hören eine Schnecke nothwendig ist, die Frage verneinen, aber dies wäre offenbar voreilig. Gesetzt, die Heuschrecken stellten eine physiologische Untersuchung über die Stimmwerkzeuge und Ohren der Thiere an, so könnten sie, da wir keine ähnlichen Organe, wie sie selbst an den Schenkeln haben, in solcher Weise schliessend, zu der Ansicht gelangen, dass der Mensch taubstumm ist.

Gegen die Beweiskraft der Hensen'schen Versuche für ein Hörvermögen der Krebse hat sich Engelm ann vorsichtig ausgesprochen. Er sagt: „... auch scheint mir durch Hensen's bekannte Versuche ein eigentliches Hören der Krebse nicht streng bewiesen zu sein. Nur so viel steht fest, dass diese Thiere auf manche Arten von Schallwellen mit Bewegungen (Springen) reagiren. Dies konnte aber immerhin ein einfacher motorischer Reflex sein, ohne jede begleitende, bewusste spezifische Empfindung ...“

Vom streng naturwissenschaftlichen Standpunkt konnte es sich mir gar nicht um die Frage handeln, ob die Krebse — und dies mag in Zukunft für alle analogen Untersuchungen gelten — hören oder nicht, sondern nur darum, ob sie auf gewisse Reize solcher Art, wie wir sie als Schall empfinden, mit Bewegungen irgendwelcher Art reagiren oder nicht.

Reagiren sie, so kann höchstens mit einiger Wahrscheinlichkeit, durchaus aber nicht mit Gewissheit geschlossen werden, dass eine Hörreaction vorliegt, denn es kann sich um Reactionen auf gefühlte Bewegungen des Wassers oder der Behälterwandungen handeln, also um eine Erschütterungsreaction, oder — noch allgemeiner mit B e t h e zu sprechen — um einen T a n g o - r e f l e x.

Reagiren sie nicht, so kann zwar nicht mit Gewissheit, doch aber aus dem Zusammenhalt mit anderen Thatsachen mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass sie keine Gehörempfindungen, keine Gehörorgane haben. Sind Reactionen vorhanden, die nach Zerstörung eines als Hörorgan angesprochenen Gebildes ausfallen, so wächst die Wahrscheinlichkeit, dass ein Gehörsinnorgan vorhanden ist, wird aber damit allein noch lange nicht zur Gewissheit, denn der Ausfall konnte noch andere Ursachen haben; es konnte z. B. das fragliche Organ der Erschütterungsperception dienen, oder es könnte durch den Eingriff und seine Folgen eine Reflexhemmung stattfinden u. s. w. Fallen hingegen die Reactionen nach Zerstörung des als Hörorgan angesprochenen Gebildes nicht aus, so wird damit allein noch nicht bewiesen, dass das zerstörte Gebilde kein Hörorgan, sondern nur, dass es jedenfalls nicht das einzige Hörorgan ist; es kann aber dadurch im Zusammenhalt mit anderen Umständen die Wahrscheinlichkeit wachsen, dass die Thiere überhaupt keinen Gehörsinn haben.

Zur Prüfung der Reactionen auf Schall dienten mir folgende Vorrichtungen: Ein an vier Schnüren von der Decke herabhängendes, gerandetes Brett, das 5 cm hoch mit Sägespänen belegt war, so dass ein darauf gestelltes Bassin Erschütterungen nur in sehr geringem Grade ausgesetzt war; Vorhänge und Bleche, von denen eines einen regulirbaren Spalt hatte, durch den hindurch man die Thiere beobachten konnte; rechtwinklige, „spanische“ Wände aus Holz und Zinkblech, die in Bassins gestellt werden, und durch welche die Thiere gehindert werden konnten, optische Eindrücke von Bewegungen des Untersuchers oder der schallerregenden Körper zu erhalten; eine Radfahrtrompete, eine Sirenen-Torpedopfeife, eine Violine, fünf verschiedene Glasglocken¹⁾, drei eiserne Stäbe von verschiedener Länge, ein Flügelhorn, zwei Knipser²⁾, drei Porcellanschalen³⁾, ein Hammer⁴⁾, ein Revolver von 9 mm Kaliber.

IV. Die Reaction der Krebse gegen Schall aus der Luft.

Bei keinem der untersuchten im Wasser befindlichen Krebse — und ich habe aus der reichen Crustaceenfauna des Golfes bei einer nicht geringen Zahl von Arten solche Versuche angestellt, habe

1) Dimensionen in Centimetern	Höhe:	26	14	11	8,8	8
	Durchmesser:	16	12	10	7,8	6
	Wanddicke:	0,4	0,35	0,25	0,2	1

2) So nenne ich folgende Vorrichtung: auf eine cylindrische niedrige Messingkapsel ist eine auf der Drehbank im Centrum concav gedrückte Scheibe aus weichem, verzinnem Stahlblech, eventuell aus weichem, dünnem Messingblech aufgelöthet. Die Kapsel trägt an der Seite einen Ansatz, über den das eine Ende eines Gummischlauches gestülpt ist, dessen anderes Ende mit einem Kautschukballon, wie ihn die Ohrenärzte benutzen, in Verbindung steht. Sowohl beim Zusammendrücken des Ballons als beim Nachlassen erhält man — je nach der Stärke der Blechmembran — Geräusche oder Töne von einem leisen Knistern bis zu einem lauten Knacksen. Man kann die Kapsel von einem Stativ aus frei in's Wasser hängen lassen; die Vorrichtung ist sehr nützlich, um, den Thieren unsichtbar, aus einiger Entfernung im Wasser Schall zu erregen.

3) Dimensionen in Centimetern	Durchmesser:	26	25	23
	Tiefe:	9	9,5	8

4) Ein Hartgummirohr von 9 cm Länge war mit Blei ausgegossen; senkrecht auf die Cylinderachse war ein 5 mm dicker Messingdraht eingeschraubt, dessen anderes Ende in einem Stiel befestigt war. Gewicht des Hammers 98 g.

speciell auch die in den grossen Aquarien¹⁾ gehaltenen Thiere bei Tag und bei Nacht untersucht — habe ich irgend eine Reaction gegen Schall beobachtet, der in der Luft erzeugt wurde. Die Thiere sassen so ruhig da, krochen oder schwammen umher, frassen oder kämpften, während ein leiser oder lauter Ton, ein Geräusch oder ein Knall erzeugt wurde, als ob nichts geschehen wäre. Auch strychninisirte Thiere, deren Reflexerregbarkeit ausserordentlich gesteigert ist, verhielten sich nicht anders; einige wenige Mysiden (*Hemimysis lamornae*) höchstens fuhren vielleicht zusammen, wenn ich unterhalb ihres fix aufgestellten Bassins den Revolver losschoss — wobei von der gegenüberliegenden Zimmerwand Mörtel abflog —; es liegt wohl näher, auch bei dieser Reaction eher an eine Perception der Erschütterung als an ein Hören zu denken.

Einem Physiker mögen solche Versuche — wie auch die von Kreidl über das Hören eines Glockenzeichens aus der Luft durch die Fische — einigermaassen überflüssig scheinen, da es ja längst bekannt ist, dass Schallwellen aus der Luft unter den gewöhnlichen Bedingungen nur in sehr geringem Maasse ins Wasser dringen²⁾. Indes sollte ja das Hörvermögen der Krebse ganz besonders scharf sein, und die Behauptung, dass Fische oder Krebse gerade auf solchen Schall reagiren, ist so oft aufgestellt und citirt worden, dass ich die Gelegenheit benutzt habe, um auch solche Versuche anzustellen.

1) Ich habe mich bei dieser Gelegenheit davon überzeugt, dass die Fische in den grossen Aquariumbassins auf Schall aus der Luft nicht reagiren; nur bei Schüssen, wo eine Erschütterung des ganzen Gewölbes, also auch der Bassinwandungen nicht auszuschliessen ist, fuhren einige Teleostei, durchaus nicht die meisten, zusammen.

2) Man kann sich leicht durch folgenden Versuch davon überzeugen, dass eine Wasserfläche — fast wie eine undurchsichtige Wand das Licht — den Schall abhält: Man befestige einen lauten Wecker derart über einer Badewanne, dass er ganz nahe über der Wasserfläche schwebt. Taucht man mit dem Kopf unter, während er läutet, so ist der Schall wie abgeschnitten. Es ist deshalb von vornherein nicht zu erwarten, dass Fische auf einen Schall aus der Luft reagiren.

Schallwellen der Luft theilen sich — wie schon Johannes Müller angibt — dem Wasser sehr leicht mit „durch Vermittelung einer gespannten Membran, welche Wasser und Luft zugleich berührt.“ Solche Einrichtungen finden sich aber in der Natur nicht.

Wie sehr geeignet eine Wasserfläche ist, den Schall zurückzuwerfen, davon kann man sich überzeugen, wenn man bei einer Ballonfahrt über einem Teich oder einem See hinschwebt und hinunterruft: man nimmt bei entsprechender Höhe ein vorzügliches Echo wahr.

Sie fielen vollständig negativ aus.

Wenn man behauptet hat, dass das leiseste Sprechen der Fischer die Krebse verscheucht, wenn Minasi erzählt, dass die Paguren das Läuten der Kirchenglocken vernahmen — sogar „früher“ als er selbst —, so beruht die Annahme, dass die Krebse gehört haben mussten, doch auf Täuschungen. Wenn die Fischer sprechen — in Süditalien thun sie dies auch mit den Händen — oder sonst einen Lärm machen, so gehen damit Bewegungen einher, welche auf optischem Wege bei den Krebsen Fluchtreflexe auslösen können. Die Paguren speciell krabbeln umher, halten inne, kriechen weiter, ducken sich, — wenn man zugleich Töne hervorbringt, so können solche vermeintliche „Reactionen“ oft zeitlich mit der Erzeugung eines Tones zusammenfallen. Anderes habe ich — bei genauer Anstellung der Versuche unter den von Minasi angegebenen Bedingungen, bei Tag und bei Nacht — niemals wahrgenommen.

Wie sehr eine vorgefasste Meinung — dass nämlich der gütige Schöpfer auch den Wasserthieren das Gehör nicht vorenthalten habe — das Urtheil trüben kann, geht daraus hervor, dass dem Dominicaner Minasi der Mangel einer gesetzmässigen Folge von Schall und Reaction nicht gegen das Hörvermögen der Krebse zu sprechen schien, sondern für ein besonders feines Hörvermögen dieser Thiere, so dass sie das Glockengeläute sogar „schneller“ hören sollten als er selbst. Wenn Hensen davon spricht, dass selbst „leise Töne im Hause“ bei strychninisirten Thieren (*Palaemon*, *Mysis*) Reflexe auslösen, so kann dies nach meinen Erfahrungen nur von solchem Schall gelten, dessen Production mit relativ starken Erschütterungen verbunden ist, welche sich, durch feste Körper fortgepflanzt, den Bassinwänden mittheilen können. An Thieren, welche in einem nahezu erschütterungsfrei aufgehängten Bassin gehalten wurden, konnte ich niemals Derartiges beobachten.

Nähert man sich mit dem Flügelhorn einem Becken, in dem *Palaemonetes* gehalten werden, so kommen einige Thiere an die Wasseroberfläche herauf; bläst man nun plötzlich einen Ton stark, so fahren die Thiere zurück. Controlversuche lehren, dass dies nur dann geschieht, wenn die Thiere vom Luftstrom getroffen werden; umgekehrt hat ein leises, lautloses Anhauchen denselben Effect.

V. Die Reaction normaler Krebse gegen Schall im Wasser.

Zur Schallerzeugung dienten — den Thieren unsichtbar — die genannten Glocken, die, mit Wasser gefüllt, verschieden tief eingetaucht¹⁾, unter Wasser angeschlagen werden, die Knipser, die pneumatisch zum Knacksen gebracht werden konnten, die Glasglocken und Porcellanschalen, die mit dem Hammer angeschlagen und in denen die Thiere gehalten werden konnten. Es waren Anordnungen getroffen, dass nicht etwa Täuschungen durch *Photoreflexe* unterliefen oder nicht umgekehrt durch optische Reize *Reflexhemmungen* verursacht würden. Es wurde also z. B. hinter einem in das Bassin versenkten Schirm am Abend eine Glocke von einem Stativ aus ins Wasser gehängt; am folgenden Morgen wurde sie, nachdem man sich ihr geräuschlos auf Gummisohlen genähert hatte, plötzlich angeschlagen u. s. w. Oft wurden *geblendete* Thiere, die gut überlebten, untersucht. Nach jeder Prüfung wurde eine längere Pause gemacht, da bei den Krebsen nach zu rasch wiederholten Reizen, Reflexe, die sonst leicht eintreten, gewöhnlich gehemmt werden. Im Folgenden schildere ich das Verhalten einer Reihe verschiedener Arten.

Palaemonetes varians. Ich hatte Gelegenheit, diese vielfach in der Umgebung von Neapel im Brackwasser vorkommenden Dekapoden an den Ufern des Lucriner und Avernier Sees im Freien zu beobachten; ich konnte an ihnen, die zu Hunderten zwischen nahe dem Ufer schwimmenden Wasserpflanzen oder an der steinernen Einfassung nahe dem Wasserspiegel sassen, keinerlei Reaction auf Schall aus der Luft wahrnehmen. Hingegen zeigte bei auch nur leiser Erschütterung des Bodens — rasches Hinzutreten, Stampfen mit dem Fuss, Fallenlassen eines Stockes — nahe dem Ufer ein wirres Springen und Huschen die Flucht der Thiere an²⁾. Wenn man aus der verschiedenen Reaction von Mysiden gegen das Anschlagen von ins Wasser ragenden Pfosten oder Latten nicht nur auf ein Hör-

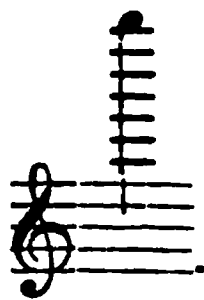
1) Durch verschieden tiefes Eintauchen kann die Tonhöhe leicht variiert werden. Die von mir benutzten Glocken gestatteten Töne zwischen



und



Die eine der Porzellanschalen gestattete Töne bis



2) Ganz ebenso verhielten sich verschiedene Fische im Lugo di Fusaro, die ich in dieser Hinsicht prüfte.

vermögen, sondern sogar auf verschiedene Empfindlichkeit gegen verschiedene Töne geschlossen hat, so ist dagegen einzuwenden, dass es sich hierbei überhaupt nicht um Hörreflexe gehandelt haben muss, sondern dass es sich immer um Tangoreflexe gehandelt haben kann, die aus oben angedeuteten Gründen bei den ersten Prüfungen deutlicher waren als bei den späteren.

Ich hielt die Thiere in einer selten erneuerten Mischung von einem Theil Seewasser auf zwei Theile Süßwasser, wobei sie sich Monate lang wohl befanden, in Glasbehältern von 15 : 34 : 34 cm, die mit Glasplatten zugedeckt waren. Näherte man sich aus einer Entfernung von 3 m etwa auf Gummisohlen dem Tisch, auf dem die Behälter standen, so bemerkte man ein Hüpfen und Huschen in dem Glas — Photoreflex —, wobei sich manche von den Thieren sogar über die Wasserfläche empor schnellten. Wartet man, bis die Krebse sich beruhigt haben, und schlägt dann mit dem Hammer von unten her, den Thieren unsichtbar, an die Tischplatte, so zeigen etwa zwanzig unter hundert den Fluchtreflex; wiederholt man den Reiz in gleicher Stärke von 5 zu 5 Secunden, so reagiren jedes Mal weniger, beim fünften oder sechsten Mal gewöhnlich kein einziger mehr.

Hierbei konnte es sich natürlich ebenso um Erschütterung als um Hörreactionen gehandelt haben. Nach einigen Minuten Pause sind gewöhnlich wieder dieselben Erscheinungen wie zu Anfang zu beobachten.

Ein Brettchen aus weichem Holz — 9,5 : 6,5 : 0,5 cm — schwimmt auf der Oberfläche des Wassers. Ich mache eine Bewegung mit dem Hammer wie um darauf zu schlagen, hemme aber im letzten Augenblick die Bewegung — und nehme keine Reactionsbewegung wahr. Darauf mache ich dieselbe Bewegung, lasse den Hammer aber diesmal wirklich — etwa 10 cm hoch — auf das Brettchen herabfallen — jetzt zeigen viele Krebse den Fluchtreflex — einen schnellen Sprung nach rückwärts von 5—15 cm Weite. Bei öfterer Wiederholung des Versuches bleibt die Reaction in derselben Weise aus, wie die auf den Hammerschlag gegen die Tischplatte. Ganz analog verhalten sich die Thiere, wenn man auf das hinter einer spanischen Wand in ihrem Bassin schwimmende Brettchen den Hammer fallen lässt.

Auf den Anschlag einer in das Bassin hängenden, wassergefüllten Glocke — den Thieren unsichtbar — reagiren weniger Krebse als

auf die früher genannten Reize, und die Reaction fällt bei Wiederholung rascher aus.

Palaemon (*squilla*, *xiphias*, *serratus*). Ich hielt diese Thiere in einem Bassin 105:39:30 cm. Da sich frischgefangene oft leichter erregbar erwiesen, so stellte ich viele Versuche an solchen an. Auch diese Thiere reagiren auf Reize verschiedener Art¹⁾ — optische, tactile oder combinirte — mit einer plötzlichen Contraction der kräftigen Schwanzmuseulatur, wodurch sie sich rücklings ein gutes Stück von der Stelle, aus einem kleinen Behälter oft auch hinaus schnellen.

Schlägt man mit dem Hammer, den Thieren unsichtbar, an eine mit frischem Seewasser gefüllte Porcellanschale, in der sich frischgefangene Thiere befinden, so besteht die Reaction, wenn man nur schwach schlägt und einen leisen Ton hervorbringt, oft bloss darin, dass die Thiere die Antennenfäden etwas bewegen, einen Schritt vor oder zurückgehen oder sich umdrehen; erst auf stärkeres oder zugleich sichtbares Anschlagen erfolgt der Reflexsprung. Führt man mit der Hand über die Oberfläche, so kommt auch oft der Reflexsprung zu Stande, bleibt er bei Wiederholung des optischen Reizes aus, so kommt er auf Anschlagen der Schale — den Thieren unsichtbar — noch zu Stande, bleibt er auf Wiederholung aus, so kommt er dann noch manchmal auf den combinirten Reiz des den Thieren sichtbaren Anschlages — z. B. Antippen des Schalenrandes mit dem Finger — zu Stande.

Eher als bei *Palaemonetes* kommt es, besonders bei zu häufiger Wiederholung der Reize, zu einer „Gewöhnung“ — wobei ich es ganz dahingestellt sein lasse, ob es sich um eine Verminderung der Erregbarkeit oder eine Vermehrung der Reflexhemmungen handelt — und der Reflexsprung ist dann auch durch starkes Anschlagen, wobei laute, weit hörbare Töne und starke Erschütterungen erzeugt werden, nicht mehr zu erzielen.

Während *Palaemonetes* und *Palaemon* gewöhnlich am Grund oder an den Seitenwänden ihres Bassins sich aufhalten, schwimmen die Mysiden, *Hemimysis lamornae* und *Leptomysis mediterranea*, fast fortwährend umher. Bringt man sie in eine Porcellanschale und

1) Reizt man einen im Sand vergrabenen Zitterrochen, über dem sich *Palaemon* befinden, indem man ihn mit der Spitze eines Holzstäbchens in der Nähe des elektrischen Organs drückt, zum Schlagen, so zeigen die Krebse auch den Sprungreflex.

erzeugt durch Antupfen mit dem Finger oder dem Hammer einen leisen Ton, so reagiren sehr viele auf den Reiz durch ein Zusammenfahren, das auch hier auf einer plötzlichen Contraction der im Verhältniss zu den übrigen Dimensionen des winzigen Thieres sehr mächtig entwickelten Schwanzmuskulatur beruht.

Die Mysiden reagiren in dieser Weise unter allen Arten von Krebsen, die ich untersucht habe, am regelmässigsten. Die Combination der geschilderten Reize mit optischen ist auch hier wirksamer; das Zusammenfahren bleibt nach zu häufiger Wiederholung der Versuche auch hier aus.

VI. Das Verhalten strychninisirter Thiere.

Durch Strychninisirung kann die Reflexerregbarkeit ausserordentlich erhöht werden. Ich setzte die Thiere (*Palaemon*, *Palaemonetes*, *Mysiden*) meist über Nacht in ein Gefäss mit drei Litern Seewasser, denen 50—100 ccm einer einprocentigen Lösung von Strychnin. nitric. in Aqu. destill. zugesetzt wurden. Am Morgen waren dann meist einige Krebse todt, andere leicht, manche schwer vergiftet. Die überlebenden wurden für einige Zeit in ein Becken mit circulirendem Wasser gesetzt, dann zur Beobachtung in eine Schale mit frischem Wasser gethan.

Die von Hensen gegebene Schilderung solcher Thiere entspricht nach meinen Beobachtungen vollständig den Thatsachen. Anschlag an die Wände, an ein schwimmendes Brettchen, an eine unter Wasser versenkte Glocke, der unter Wasser bewegte Knipser, wodurch ganz ausserordentlich leise Töne oder Geräusche hervor gebracht werden können, bewirken jetzt den Reflexsprung. Ich fand keine Schwierigkeit darin, auch Mysiden in der geschilderten Weise zu strychninisiren — was Hensen bei der Nordseemysis nicht gelang — und beobachtete bei diesen Krebsen ganz analoge Erscheinungen, wie sie Hensen für *Palaemon* beschrieben hat.

VII. Die Vibrations- und Erschütterungswahrnehmung mit Hilfe des Tastsinnes.

Die geschilderten Reactionen, besonders bei strychninisirten Thieren, können auf einen nicht sehr kritischen Beobachter — wie ich mich bei Demonstrationen solcher Versuche oft überzeugte —

allerdings einen starken Eindruck machen und zu dem Glauben verleiten, dass die Thiere hören.

Mir schienen sie dafür nicht beweisend, weil ich ihre Erklärbarkeit als Tangoreflexe nicht für ausgeschlossen hielt. Ich stellte eine Reihe von Versuchen an, um zu erfahren, ob und eventuell wie wir selbst mit Hülfe des Tastsinnes solche vermeintlich nur akustische Reize percipiren. Aehnliche Versuche hat schon Hensen angestellt; er sagt darüber: „Halte ich meine Hand frei in das Wasser des Aquariums und erzeuge nun durch Schlag auf den Boden der Stube oder die Wandungen des Gefässes ein Geräusch, so fühlt meine Hand davon nicht das mindeste, nicht einmal die Wellen, die durch Schwingungen der Wandungen auf der Oberfläche des Wassers erzeugt werden. . .“

Ich füllte eine der genannten Porcellanschalen mit Wasser von ca. 35—40 ° C., hielt die Finger oder die ganze Hand hinein, schloss die Augen und liess von einem Gehülfen ganz leise mit dem Hammer an die Wand klopfen. Zu meinem Erstaunen fühlte ich auch den leisesten Anschlag als deutliche Vibration; die Reizschwelle liegt — wenn man mit dem Kopf auf Armlänge entfernt bleibt — etwa entsprechend der für den akustischen Reiz, so dass man also einen Anschlag, den man hört, immer auch fühlt.

Ich wiederholte nun den Versuch mit dem Anschlagen eines schwimmenden Brettchens, den Hensen für beweisend erklärte, dass die Krebse nicht eine Erschütterung gefühlt, sondern nur gehört haben konnten¹⁾; ich fühlte auch hier den Anschlag, hingegen nicht ein rasches Unterwasserdrücken des Brettchens — „Erschütterung ohne Ton“ —, worauf, wie Hensen beobachtete und ich bestätigen kann, auch die Krebse nicht reagiren. Ich fühlte mit der eingetauchten Hand die Vibrationen einer unter Wasser angeschlagenen Glocke, den Stoss des Knipsers und die Schwingungen eiserner Stäbe.

Ich ging nun dazu über, die Möglichkeit „Schall zu fühlen“ in grösseren Bassins zu prüfen. Es ergab sich auch hier das Resultat, dass verschiedene — für uns — akustische Reize gleichzeitig tactile Reize setzen. Ein rundes Bassin aus Zinkblech von 70 cm Durch-

1) „Lässt man ein Brettchen frei auf dem Wasser treiben und erregt durch Berührung desselben mit einem Stab einen Ton, so erfolgt der Reflex, stösst man das Brett an, nachdem schon der Stab daran gelegt war, erregt also eine Erschütterung ohne Ton, so erfolgt kein Sprung.“

messer und 20 cm Höhe wurde mit Wasser von Körpertemperatur gefüllt. Mit der eingetauchten Hand spüre ich die durch den Knipser hervorgebrachte Vibration überall mit Ausnahme einer Zone nahe der Mitte und knapp unter der Oberfläche, am deutlichsten überall in der Nähe der Wand. Dabei ist eine auf den ersten Blick paradoxe Erscheinung zu beobachten, nämlich: Entfernt man sich der Mitte zu von der nahe einer Wand angebrachten Schallquelle, so wird die Empfindung der Vibration um so schwächer, je mehr man sich entfernt — bis zum Centrum; entfernt man sich noch weiter von der Schallquelle — wobei man sich natürlich der gegenüberliegenden Wand nähert, so wird die Empfindung wieder deutlicher, tritt eventuell, wenn sie im Centrum ganz verschwunden war, wieder auf. Dazwischen gestellte Holz-, Zink-, Glaswände hemmen natürlich die tactile Wahrnehmung des „Schalles“ nicht, im Gegentheile fühlt man unter Umständen in ihrer Nähe, einerlei ob diesseits oder jenseits, den Schall deutlicher.

Die Art der Schallquelle — Anschlag an die Bassinwand, schwingende Glocken, Stäbe, angeschlagene Brettchen etc. — ist ganz irrelevant.

Es ergab sich also ein ähnliches Gesetz für den Tastsinn, wie es bereits Johannes Müller für den Gehörsinn aufgestellt hat, wenn er sagt: Schallwellen, die sich in Wasser fortpflanzen und durch begrenzte feste Körper durchgehen, theilen sich nicht bloss stark dem festen Körper mit, sondern resoniren auch von den Oberflächen des festen Körpers in das Wasser, so dass der Schall im Wasser in der Nähe des festen Körpers auch da stark gehört wird, wo er zu Folge der blossen Leitung im Wasser schwächer sein würde.

Auf Grund dieser Versuche — auf die des näheren einzugehen hier kein Anlass ist — halte ich es für aussichtslos, die Frage, ob die Krebse und Wasserthiere überhaupt, wenn sie reagiren, dies vermöge des Gehörsinnes thun, dadurch entscheiden zu wollen, dass man — wie dies bisher gewöhnlich geschah — in einem relativ kleinen Gefäss, in dem die Thiere gehalten werden, einen vermeintlichen Schall „ohne Erschütterung“ hervorbringt oder dem Wasser zuleitet.

Für ein mit Tastsinn ausgestattetes Wesen existirt solcher „reiner Schall“ nicht.

Es ist nicht möglich, solchen Schall unter den geschilderten Bedingungen hervorzubringen, ohne dass selbst ein Mensch mit ein-

getauchter Hand und relativ dicker Epidermis die Erschütterung oder Vibràtion spürt¹⁾. Um wie viel besser mögen alles Derartige die Krebse oder andere Wasserthiere spüren, die mit der ganzen Körperoberfläche eingetaucht — sie ist bei den Krebsen mit den so feinen, oft gefiederten Haaren besetzt, die ganz willkürlich für „Hörhaare“ erklärt wurden, — im Wasser schweben, oft in der Nähe des Grundes oder der Wandungen — wo, wie ich gezeigt habe, die Bedingungen zu tactiler Empfindung besonders günstig sind, — oder diese gar berühren. Dass Hensen von solchen Vibrationen oder Erschütterungen bei seinem Controlversuch nichts gespürt hat, mag daran liegen, dass er die Hand gerade nahe der Oberfläche gehalten hat, wo, wie ich gezeigt habe, die Bedingungen zu tactiler Wahrnehmung am ungünstigsten sind, oder dass das Seewasser zu kalt war, wodurch eine starke Abstumpfung der Empfindlichkeit bewirkt wird — die aber für die Thiere in ihrem Element natürlich nicht gilt.

Durch die geschilderten Versuche ist nicht bewiesen, dass die Krebse nicht hören, wohl aber ist bewiesen, dass die bis jetzt vorliegenden und bisher als beweiskräftig angesehenen Versuche nicht stichhaltig sind, dass die unter den genannten Bedingungen beobachteten Reactionen — wenn man auf dem Standpunkt steht, alles mit möglichst wenig ausreichenden Annahmen zu erklären — bei Thieren, bei denen die Existenz des Tastsinnes keinem Zweifel unterliegt, vorläufig als Tangoreflexe, nicht als Hörreactionen aufzufassen sind.

Ich liess nun ein grösseres Bassin, in dem die Krebse für gewöhnlich gehalten wurden, dessen Boden mit einer $5\frac{1}{2}$ cm

1) Ich wurde erst nach Beendigung meiner Arbeit auf Versuche von M'Kendrick aufmerksam, deren kurze Anführung hier von Interesse sein mag.

M'Kendrick verbindet Graham's „variable resistance apparatus“ mit dem Phonographen und lässt den Strom ausserdem durch die primäre Spule eines Inductionsapparates gehen. Von der secundären Spirale gehen Drähte zu zwei Platinplatten, welche in eine schwache Salzlösung versenkt sind. Hält man den Finger hinein und lässt den Phonographen laufen, so fühlt man die Variationen der Intensität, den Rhythmus, selbst den Ausdruck der Musik . . . Man fühlt Noten, welche nicht länger als $\frac{1}{500}$ oder $\frac{1}{600}$ Secunde dauern, man fühlt die lang gezogenen Noten des Waldhorns oder der Trompete, das crescendo und diminuendo. M'Kendrick konnte auf solche Art Taubstummen in der vollkommensten Weise den Rhythmus der Musik, wenn auch natürlich nicht Musik selbst, vermitteln, und solche, die sich noch an Musik erinnern konnten, bezeichneten es geradezu als ein Fühlen von Musik.

dicken Sandschicht bedeckt war, mit Wasser von Körpertemperatur füllen und stellte ähnliche Prüfungen mit eingetauchter Hand an. Die Dimensionen des Bassins betrugen 105, 39, 30 cm, die Dicke der Spiegelglaswände 0,8 cm. Ich spürte den Knipser deutlich 15 cm vom Sand, 11 cm von der Wasseroberfläche, nicht mehr bei 25 cm Entfernung vom Grund. An den Wänden spürte ich den Knipser auch bei 60 cm Entfernung. Anschlagen an das Bassin von aussen mit dem Handballen oder dem Hammer spürte ich am wenigsten knapp unter der Oberfläche, stärker an den Wänden, am stärksten an der angeschlagenen oder an der ihr gegenüberliegenden Wand. Die Glocken spürte ich nur in ziemlicher Nähe, in 25 cm Entfernung schon undeutlich, deutlich aber auch in grösserer Entfernung in der Nähe der Wände.

Es konnten also auch die in einem solchen relativ grossen Bassin beobachteten Reactionen auf tactile Reize bezogen werden; es zeigte sich übrigens schon hier, dass die Thiere nur in ziemlicher Nähe des schallerregenden Körpers oder in der Nähe einer ihm gegenüberliegenden Wand reagierten.

Ich stellte endlich — da man immer von einem besonders scharfen Hörvermögen der Krebse gesprochen hat — Versuche mit Thieren in einem noch grösseren Bassin an (210:100:39 cm), wo ein positiver Ausfall ein Urtheil über die „Hörschärfe“ gestattet hätte. Ich liess *Palaemonetes* oder *Palaemon* oder *Mysis* in einer mit Wasser bis nahe zum Rand gefüllten Porcellanschale in der Mitte des Bassins schwimmen oder in einem feinen flachen Netz, das mit Hülfe von Korken und Schnüren nahe der Oberfläche schwebend erhalten wurde. Werden jetzt — den Thieren unsichtbar — Töne von sehr verschiedener Höhe mit Hülfe aller der geschilderten Vorrichtungen im Wasser hervorgebracht, so reagierten sie immer nur ungefähr in einer Entfernung — oft sogar nur in einer geringeren Distanz — von der Schallquelle, bei der auch ein Mensch mit eingetauchter Hand die Vibration wahrnehmen konnte, d. i. in einer Entfernung von etwa 25 cm Schall aus grösserer Entfernung löste niemals eine Reaction aus, auch nicht bei den so empfindlichen strychninisirten Thieren.

Will Jemand um jeden Preis die Reaction doch nur auf ein Hören zurückführen, so muss er die gewagte Annahme machen, dass die Thiere, bei denen doch eine Menge Tangoreflexe zu beobachten sind, auf Erschütterung oder Vibration nicht re-

agiren, er muss zugeben, dass von einer nennenswerthen Hörschärfe keine Rede sein kann, dass die Krebse vielmehr recht schwerhörig sind, dass ein solches Hören für die Thiere von sehr geringem Nutzen ist; denn es würde ihnen Nachrichten nur aus solcher Entfernung vermitteln, aus der sie die Schallquelle auch fühlen können¹⁾. Es wäre etwa so, als ob man bei einem Blinden, bei dem man mit Hülfe einer glühenden Kohle oder einer Fackel Sehproben anstellte, von einem Sehvermögen sprechen wollte, wenn er in grosser Nähe der Lichtquelle — wegen der strahlenden Wärme — zurückfährt.

VIII. Das Verhalten statocystenloser Krebse gegen Schall.

Es hat vom Standpunkt der Lehre von der specifischen Energie der Sinnesorgane etwas Missliches, den statischen Organen der Krebse Hörfunctionen zuzuschreiben. Dennoch ist diese Möglichkeit sogar von Verfechtern der statischen Function jener Organe in Betracht gezogen worden. War mir auch durch die im vorhergehenden geschilderten Versuche die Annahme eines Gehörsinnes bei den Krebsen als unbewiesen und willkürlich erschienen, so hielt ich es doch nicht für uninteressant, das Verhalten statocystenloser Thiere gegen Schallreize zu untersuchen.

Solche Versuche hat Hensen bereits bei *Mysis* angestellt.

Er entfernte bei 8 *Mysis* die beiden mittleren Schwanzanhänge. Er fand dann: „Die Erregbarkeit durch Ton ist schwieriger zu prüfen, da eben die Thiere nicht in normalem Zustande sind, aber es wurden

1) Ich habe im Verlaufe dieser Untersuchung gelernt eine Menge von Geräuschen ausser mit dem Ohre auch mit dem Tastsinn wahrzunehmen. Es ist ja bekannt, dass man das Vibriren einer Glocke, besonders deutlich im Kirchturm, die Detonation eines nicht zu fernen Kanonenschusses, das Zuschlagen einer Thür im Hause mit dem ganzen Körper, dass man das Bremsen eines Wagens mit den Fusssohlen, das Frémissement cataire eines Herzkranken, das Schnurren einer Katze mit der aufgelegten Hand spürt. Ich fühle jetzt auch verschiedene Arten von Hämmern, das Bellen eines Hundes — z. B. durch den Stiefel durch im Fuss —, Trommeln oder das Spielen anderer Instrumente im Kehlkopf oder im Bauch und fast jeden lauten Schall in grosser Nähe im Gesicht und besonders im Ohr, was wohl Tastempfindung von Seiten der Ohrmuschel und des Trommelfelles ist, da wir naiver Weise wohl ebenso wenig merken, dass wir mit den Ohren hören, als dass wir mit den Augen sehen — vielleicht noch weniger, da wir die Ohren leider nicht so leicht schliessen können. Die Empfindung im Ohr ist, wenn man darauf achtet, leicht von der Gehörsempfindung zu scheiden.

mehrere Male ganz überzeugende Beobachtungen gemacht, dass sie auf Geräusche reflectiren. . . .“ Die Mittelmeermysiden scheinen sich etwas anders zu verhalten; ich habe — unter einem Zeiss'schen Binocularmikroskop — einer grossen Anzahl von *Hemimysis lamornae* und *Leptomysis mediterranea* die beiden mittleren Schwanzanhänge mit Hülfe zweier feiner Präparirnadeln abgetragen, die Thiere lange nach der Operation erhalten, aber niemals an ihnen den Reflex des Zusammenfahrens mehr beobachten können, weder auf optischen, noch auf akustischen oder den damit verbundenen tactilen Reiz.

Ich habe solche Thiere strychninisirt und auch dann den Reflexsprung vermisst; habe auch strychninisirten Thieren, die den Reflexsprung zeigten, die mittleren Schwanzanhänge mit den Statocysten entfernt und danach auch bei diesen die Reaction vermisst.

Wer daraus — trotz Hensen's gegentheiliger Erfahrung — den Schluss ziehen wollte, dass diese Organe doch dem Hören dienen, dass der Reflex, wie er de norma eintritt, kein Tangoreflex ist, sondern durch den akustischen Reiz hervorgerufen wird, dass er deshalb nach Zerstörung der „Ohren“ ausfällt, macht offenbar eine Reihe unbeweisbarer und unwahrscheinlicher Annahmen. Er müsste — da nach der Operation keine Erschütterung — mit oder ohne Ton, wie man früher wohl gesagt hätte — mehr den Reflex auslöst — annehmen, dass er de norma nicht auch durch den Tastsinn, durch den so viele Thiere zum „Zusammenfahren“ veranlasst werden, sondern ausschliesslich nur durch den Gehörsinn — der bei den Krebsen seltsamer Weise nur auf die gleiche Entfernung fungirt wie unser Tastsinn — ausgelöst wird. Oder er müsste annehmen, dass das Hörorgan auch ein Tastorgan oder vielmehr sogar „das Tastorgan“ ist, da nach seiner Zerstörung starke unzweifelhafte Erschütterungen den Reflex nicht mehr auslösen; er müsste annehmen, dass dasselbe Organ dem statischen und dem Gehörsinn dient, was aus allgemein physiologischen Gründen höchst unwahrscheinlich, wenn nicht gar undenkbar ist, ja er müsste consequenter Weise annehmen, dass dieses Organ auch dem Sehen dient, denn ich konnte zeigen, dass an den operirten Krebsen auch gewisse optische Reflexe ausfallen: Hält man in eine Schale, in der eine grosse Anzahl normaler Mysiden schwimmen, irgend einen dunklen Gegenstand nahe einer Wand, so sammeln sich die Thiere,

sofort wegschwimmend, an einer diametral gegenüberliegenden Wand, hält man den Gegenstand in das Centrum, so gehen sie an die Peripherie heran. Bei Thieren, denen man die Statocysten entfernt hat, kommt diese Erscheinung nicht mehr zu Stande.

So beobachtete ich auch den Ausfall des Reflexes auf tactile Reize bei statocystenlosen Thieren. Es ist zunächst auffallend, um wie viel leichter solche operirte Krebschen mit einem kleinen Netz — ich hatte ein solches aus feiner Gaze von 4 cm Umfang und 4 cm Tiefe — zu fangen sind, als normale Thiere. Diese zeigen den Fluchtreflex sehr deutlich, wenn man ihnen einen ganz feinen dünnen Pinsel im Wasser nähert und sind solcher Art in Sprüngen durch das ganze Becken zu treiben während sich die — anscheinend in ihrer ganzen Beweglichkeit gestörten — statocystenlosen Thiere damit berühren lassen, ohne den Reflexsprung auszuführen. Erst wenn man sie an die Antennen tupft, machen sie ähnliche, aber nicht so kraftvolle, — mehr zuckende, wippende — Bewegungen mit dem Schwanz, wie die normalen Thiere, fördern sich auch durch solche viel weniger weit, oft gar nicht von der Stelle.

Man kann also bei vorurtheilfreier Betrachtung nicht sagen, dass bei den statocystenlosen Thieren einfach der vor der Operation auf akustische Reize beobachtete Reflex ausfällt, sondern muss die Beobachtungen so formuliren: Nach Zerstörung der Statocysten fällt bei den in ihrer ganzen Beweglichkeit gestörten Thieren ¹⁾ der Sprungreflex aus — sei es auf optische oder tactile oder tactilakustische Reize.

Steht man auf dem Standpunkt, der in aller Naturwissenschaft maassgebend sein muss, dass alle Erscheinungen ausreichend mit möglichst wenig Annahmen zu erklären sind, so ist die Reaction der normalen Thiere als Tango reflex, der Ausfall der Reaction bei den statocystenlosen Thieren als Reflexhemmung vollkommen befriedigend zu deuten.

1) Hensen selbst sagt: „... es fiel mir gleich auf, wie die Reflexe zuweilen nicht sowohl in einem Sprung, sondern in einer resultatlosen Einknickung, so zu sagen einem tiefen Diener bestanden ...“ Dies spricht doch viel mehr für eine Störung der Beweglichkeit als für „Ertaubung“.

Bethe sagt: „Vor längerer Zeit operirte Thiere führen Platzveränderungen durch Schwanzschläge nicht aus und kippen, wenn sie mit Gewalt dazu gezwungen werden, in Folge der Verwendung der Haltung um.“

Es kommt überdies noch ein Moment in Betracht, das nichts mit der Verletzung und mit dem Ausfall des statischen Sinnes, nichts mit nervöser Reflexhemmung zu thun hat: die Thiere können vielleicht nach Entfernung der mittleren Schwanzanhänge mit den relativ schweren Statolithen jenen dem Reflex zu Grunde liegenden Schwanzschlag aus rein mechanischen Gründen gar nicht mehr ausführen¹⁾.

In dieser Anschauung wurde ich durch die Resultate der Statocystenzerstörung an solchen Krebsen, welche diese Organe nicht im Schwanz tragen, bestärkt.

Bei einer grossen Anzahl von *Palaemon* und *Palaemonetes* entfernte ich — mit freiem Auge oder unter einer Westien'schen Binocularloupe — den Statolithensand und kratzte mit Hülfe eines feinen Häkchens oder einer Discissionsnadel die Statocyste aus. Von solchen operirten Thieren wurde eine Anzahl strychninisirt, und von den strychninisirten überlebenden zeigten viele den Fluchtreflex auf „akustische“ und andere Reize, z. B. beim Schlag des elektrischen Rochens, genau so wie normale Thiere — speciell auch bei der Prüfung mit dem Schlag auf das Brettchen nach Hensen.

Ebenso verhielten sich viele Krebse, denen ich nach der Strychninisirung die Statocysten zerstörte. [Dass diese Operation wirklich vorgenommen war, lehrte die mikroskopische oder Lupen-Betrachtung der conservirten und aufgehellten Präparate.]

Sonach halte ich es für erwiesen, dass — abgesehen von so eigenartigen Verhältnissen wie bei den Mysiden, wo die Statocysten im Schwanz liegen — die Statocyste zum Zustandekommen der bisher als Hörreflex aufgefassten — von mir als Tangoreflex gedeuteten Reaction — nicht unter allen Umständen nöthig ist; im Zusammenhalt mit den übrigen Erscheinungen wird es sehr wahrscheinlich,

1) Ich habe versucht, durch eine grosse Reihe von Experimenten, in denen ich Abtragung der inneren und äusseren Schwanzanhänge in allen Combinationen durchführte, den Ausfall des Sprungreflexes auch durch andere Eingriffe am Schwanz als Entfernung beider Statocysten herbeizuführen, ohne dass mir anderes gelungen wäre, als bei einseitiger Zerstörung in Combination mit Abtragung anderer Schwanztheile eine Reflex-Behinderung, nicht Aufhebung zu sehen.

Die Zerstörung oder Entfernung des statischen Sinnesorgans ist eben zugleich ein viel stärkerer mechanischer — man denke an das Gewicht und die Equilibrierleistung der Steine — und physiologischer Eingriff, als die Entfernung einer relativ geringen Zahl leicht ersetzbarer Tastorgane.

dass die untersuchten Krebse keinen Gehörsinn haben, und dass speciell die Statocyste kein Gehörorgan, sondern — nach unseren bisherigen Erfahrungen — ausschliesslich statisches Organ ist.

Eine gewisse Reflexhemmung wird durch die Operation allerdings auch bei *Palaemon* und *Palaemonetes* gesetzt. Denn von nicht strychninisirten Thieren reagirt nach dem Eingriff — und ich habe solche Thiere wochenlang am Leben erhalten — selten eines mit dem Schwanzschlag auf akustische Reize, aber selbstverständlich auch nicht auf schwache oder starke Erschütterung. Die anderen Reactionsbewegungen, das Bewegen der Antennenfäden, das Vor- oder Zurückgehen etc. kommt nach wie vor zu Stande.

Geblendete Thiere — man schneidet am einfachsten die Augentiele mit scharfer Scheere durch, was *Palaemon* und *Palaemonetes* leicht überstehen und wochenlang überleben — reagiren leichter und in grösserer Zahl auf akustisch-tactile Reize als normale; zerstört man aber solchen blinden Thieren ausserdem noch die Statocysten, so tritt auch hier eine Reflexhemmung ein, so dass von den operirten selten mehr eines mit dem Schwanzschlag-Fluchtreflex reagirt.

Wer sich nicht mit dem Discutiren von Reflexen begnügt, sondern ohne Weiteres den Sprung normaler Thiere als Beweis für ein Hören, den Ausfall des Sprunges als Beweis für ein Taubsein ansetzt, müsste consequenter Weise die Ungereimtheit behaupten, dass durch die Blendung eine Steigerung der Hörschärfe bewirkt wird. Vom streng naturwissenschaftlichen Standpunkt lässt sich nur sagen, dass durch die Blendung eine Tangoreflex-Förderung, durch die Entstatung — mit diesem für einen Philologen vielleicht etwas barbarischen, für den Physiologen aber praktischen Ausdruck will ich in Zukunft die Zerstörung der statischen Organe kurz bezeichnen — eine Tangoreflex-Hemmung eintritt. In dieser Ansicht wurde ich dadurch bestärkt, dass auch nach einseitiger Entstatung weniger Thiere reagiren als vorher, was ein Anhänger des Hörsinnes wieder dahin auslegen müsste, dass Thiere mit einem „Ohr“ weniger als halb so gut hören als mit beiden.

Es ist endlich auch Folgendes zu bedenken: Durch die mit dem Schall gesetzte Vibration oder Erschütterung kann ein Reiz auf die Statocystenhärchen ausgeübt werden, wie er allerdings das normale freie Thier kaum jemals trifft; anzunehmen, dass ein solches Thier, weil etwa einzelne Härchen in Vibration gerathen, dann auch hört, erscheint mir so ungereimt, als wenn Jemand,

durch den Opticus eines Menschen einen elektrischen Strom leitend, behaupten wollte, dass der Betreffende dann bei Schliessung und Oeffnung des Stromes nicht etwa Gesichts-, sondern Elektricitäts-empfindungen haben müsse, oder dass das Auge, wenn der Betreffende gegen solche Versuche mit einem „Fluchtreflexe“ reagirt, geeignet sei, Licht und Elektricität zu empfinden.

Wir haben gute Gründe, dem in Rede stehenden Sinnesorgane der Krebse statische Functionen zuzuschreiben und haben vorläufig gar keinen Anhaltspunkt, ihm Hörfunctionen, ja den Krebsen überhaupt Gehörsinn, zuzuschreiben. Wenn das statische Organ überhaupt durch Schallwellen erregt wird, so wird eine solche Erregung doch immer nur von der Qualität der normaler Weise durch Lageveränderungen des Thieres u. s. w. bewirkten sein. Solche plötzliche Erregungen¹⁾, über deren specielle Art und Intensität wir ja gar nichts wissen, mögen sehr dazu beitragen, den Fluchtreflex auszulösen; ihr Wegfall nach Entstatung mag auch den Ausfall des Tangoreflexes mit erklären.

Ich habe während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station ausser den bisher genannten noch eine grosse Anzahl von anderen Crustaceenarten in Bezug auf ihr Verhalten gegen Schall untersucht. Es hat wenig Interesse, diese Versuche protokollweise im Einzelnen mitzutheilen, denn es ergab sich im Wesentlichen nichts anderes als für die genannten Arten (*Pagurus*, *Palaemon*, *Mysis*), von denen bisher ein Hörvermögen behauptet wurde.

Eine Anzahl von Dekapoden verhielt sich ganz analog wie *Palaemon*, andere reagirten in keiner merklichen Weise auf Schall, der im Wasser hervorgebracht wurde, einerlei ob damit starke oder schwache Erschütterung verbunden war — selbst wenn man z. B. an die Wand des Bassins schlug —, ob sie dabei Bewegungen sehen konnten oder nicht. Bei keinem Kruster habe ich Reactionen

1) Es mag dies etwa — wie ich rein hypothetisch bemerken will — dem Thiere eine solche Erregung verursachen, als ob es plötzlich fortgerissen oder umgeworfen würde; wenn ich durch Oeffnung des Abflusses in einem Bassin einen Strudel bestellte, so zeigten *Palaemon* und andere Krebse, wenn sie in den Wirbel nahe der Ausflussöffnung gerieten, regelmässig den Fluchtreflex, wodurch sie sich in schützende Entfernung fortschnellten. Hier dürfte dies natürlich auch ein Tangoreflex sein.

wahrgenommen, die nicht in ganz ungezwungener Weise als T a n g o - reflexe erklärbar gewesen wären. Niemals habe ich eine Erscheinung wahrgenommen, die dazu berechtigen würde, anzunehmen, dass die Krebse frei im Wasser auf irgend grössere Entfernung als etwa das zehnfache ihrer Körperlänge auf Schall reagiren, niemals beobachtet, dass sie sich in orientirter Weise der Schallquelle zu oder von ihr weg bewegen.

Den Brachyuren, denen die Statolithen durchwegs fehlen, hat Hensen selbst nur einen „mangelhaften“ Gehörsinn zugeschrieben. Er sagt z. B. von *Carcinus maenas*: „... es konnten nicht in überzeugender Weise durch Geräusche Bewegungen ausgelöst werden. Wenn die Thiere des Nachts halb über Wasser an den Wänden hingen und geräuschvoll athmeten, hielten sie sich eine Weile ruhig, wenn ein stärkeres Geräusch entstand, auch hemmten diejenigen Krebse, die entwichen waren und Nachts im Zimmer umherstreiften, ihren geräuschvollen Gang, wenn ich sie anrief. Ich versuchte die Thiere zu blenden, aber sie wurden dann so unruhig und starben so bald, dass kein Erfolg erzielt ward. Ein Umstand hätte mich bald getäuscht. Die Augenstiele sind wahrscheinlich durch gewisse Haare so empfindlich gegen Luftzug gemacht, dass wenn sie beim Anrufen des über Wasser sitzenden Thieres auch nur durch den geringsten Zug, z. B. von der Nase aus, getroffen werden können, sie sich augenblicklich zurückziehen“

Wenn ich solche Versuche unter strengen Cautelen anstellte, konnte ich mich niemals von einem Hörvermögen der Krabben überzeugen. Gegen Töne und Geräusche, die im Wasser hervor gebracht wurden, reagirten sie meist überhaupt nicht.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl der im Wasser lebenden Kruster ist, so viel wir wissen, stumm. Von den hundert Arten, die mir zur Verfügung standen, bringen bloss drei ein Geräusch hervor: die Languste (*Palinurus*)¹⁾, *Alpheus (ruber und dentipes)* und *Typton spongicola*.

1) Das Geräusch ähnlich dem Knarren, wenn man das Oberleder eines Stiefels gegen ein Stuhl- und Tischbein drückt, scheint kein Verständigungsmittel, sondern accidenteller Natur zu sein. Es kommt durch ein Reiben des zweiten Antennengliedes am Antennularsternum zu Stande. Man hört es, wenn die Thiere mit den grossen Fühlern starke Bewegungen machen, z. B. dem Angriff von ihresgleichen beim Fressen wehren. Parker sagt: „... not withstanding the great perfection of the stridulating organ the auditory organ of *Palinurus* is in a very

Eine Reaction der Languste auf Schall, auch auf das Knarren eines anderen Exemplars, das ich künstlich hervorbrachte, habe ich nie wahrgenommen.

Die letztgenannten Krebse erzeugen oft ein lautes Knacken, das man viele Meter weit hört¹⁾. Einer meiner Knipser gab dieses

imperfect condition.“ Wir sind vielleicht jetzt berechtigt, dies damit in Zusammenhang zu bringen, dass *P.* kein Schwimmer ist.

1) Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Meeres-, ja der Wasserthiere bringt keinen Schall hervor. Und selbst die wenigen Fälle, in denen man solchen im Laboratorium an gefangenen Thieren wahrnimmt, sind nicht ohne weiteres beweisend dafür, dass die Thiere auch in der Freiheit Laute von sich geben. So lassen manche Fische (*Trigla*) ein Knarren oder ein Knirschen (*Balistes*) hören, aber vielleicht nur, wenn man sie aus dem Wasser nimmt. Prof. Eisig hat bei gewissen Anneliden (*Tyrrhena* und *Hesione*) beobachtet, dass sie „einen ziemlich lanten Ton hören lassen, der dadurch zu Stande kommt, dass der Rüsselrand gegen die Gefässwand geschnellt wird. Einen noch viel vernehmbareren, in seiner Stärke dem von einem *Typton* erzeugten vergleichbaren Ton vermag aber *Syllis aurantiaca* hervorzubringen; bei ihr sind es die mächtig entwickelten Palpen, welche langsam gehoben und rasch gesenkt werden.“ Es scheint mir nun nicht ausgemacht, dass diese Thiere auch in der Freiheit Töne hervorbringen, wie in einem Glase, wo sie mit dem Rüssel gegen die Gefässwand schlagen können.

Da ich es nicht für ausgeschlossen hielt, dass auch *Typton* und *Alpheus* mit ihrer ganz erstaunlich entwickelten Scheere an die Gefässwand schlagen, setzte ich solche Thiere in eine mit Holzwolle oder Watte gepolsterte Schale, reizte sie durch Süßwasserzusatz zum Schlagen, und hörte auch unter diesen Bedingungen das Knacksen, allerdings viel schwächer als sonst in Folge des Wegfalls der Resonanz. Später gelang es mir auch, solche zwischen zwei Fingern frei in der Luft gehaltene Thiere z. B. durch elektrischen Reiz zum Knacksen zu bringen, wobei ich mich deutlich überzeugen konnte, dass ihm eine Bewegung der Scheerenglieder zu Grunde liegt.

Sicherlich ist auch dieser Schall unter natürlichen Bedingungen nicht so laut, als man nach der Erfahrung an Aquariumthieren glauben möchte.

Eine biologische Bedeutung der Schallproduction bei diesem Krebs ist nicht bekannt. Sie dürfte — ähnlich anderen „Stimmen“ vieler niederer Thiere, die eben nur für hörende Wesen existiren — hier mit der auffallend starken Entwicklung der einen Scheere so accidentell einhergehen, so wenig Bedeutung als Lock- oder Schreck- oder Mittheilungsmittel haben, als etwa für Säugethiere die mit der Darmbewegung einhergehenden Geräusche.

Einen curiosen Bericht über Krebse, die in der Luft leben, ein Geräusch hervorbringen und — wie ein unkritischer Leser glauben könnte — hören, finde ich in einer Reisebeschreibung. Ein Herrnhutermisionar erzählt über seinen Aufenthalt auf den Nicobaren (Insel Nankowny): „... Auf meinen Ausflügen der Küste entlang kam es zuweilen vor, dass ich von der Nacht überrascht wurde... ich grub mir in dem feinen weissen Ufersande ein Bett und häufte mit beiden

Knacksen in erstaunlich gelungener Weise wieder, doch konnte ich keine Reaction der Krebse darauf beobachten.

Ich verwandte aber auch die Krebse selbst als Schallquelle; nach einer Beobachtung von Prof. Mayer bringt man die Thiere leicht zum Knacksen, wenn man sie in Süßwasser setzt. Ich hielt nun solche Thiere hinter einer spanischen Wand in einem Glas innerhalb eines Bassins, in dem sich verschiedene Krebse, auch ihresgleichen, befanden und liess durch einen Schlauch in ihr Glas Süßwasser zufließen. Ich konnte nicht bemerken, dass die anderen irgendwie darauf reagierten; andere Arten, *Palaemonetes* z. B., reagierten auf das Knacksen ebenso wie auf akustische Reize anderer Art, aber immer nur in solcher Entfernung, dass die Auffassung der Reaction als Tangoreflex nicht ausgeschlossen war.

Was soll endlich der Gehörsinn den Krebsen, ja überhaupt Wasserthieren leisten, da doch aus der Luft kaum Schall in's Wasser dringt, der Schrei eines Raubvogels, einer Möve doch nicht wahrgenommen werden könnte, während Feinde oder Beutethiere, sich

Händen den Sand über mich zusammen bis an den Hals . . . Die einzige Unbequemlichkeit, unter der ich zu leiden hatte, bestand in den nächtlicherweile in Schaaren umherschwirrenden Krebsen und Krabben; der ungeheure Lärm, den sie mit ihren Scheeren vollführten, liess mich zuweilen kein Auge schliessen. Aber ich war wohl bewacht von meinem Hunde, und wenn sich irgend ein Thier unterstand, nahe heranzukommen, da war es sicher sofort ergriffen und zurückgeschleudert worden. Kam jedoch ein Krebs von besonders erschreckender Grösse heran, dessen Scheeren mein Hund seine Nase nicht auszusetzen wagte, so trieb er denselben durch Belen in die Flucht . . . viele angenehme (!) Nächte habe ich in diesen grabähnlichen Schlafstätten zugebracht . . .“

Später fand ich bei Heller folgende Angabe über den *Alpheus*-Schlag: Das knackende Geräusch wird mit dem beweglichen Finger des grösseren vorderen Scheerenfusses hervorgebracht, indem dieser schnell nach aussen bewegt wird, wobei ein vorübergehendes, mit Geräusch verbundenes Ausgleiten aus der Gelenkpfanne stattfindet.

Von einer anderen Species sagt Stebbing: Krauss fand in Natal *Alpheus Edwardsii* in ungeheuren Mengen im Schlamm der Bai, wo sie tiefe, verticale Löcher bohren. Wenn die Flut vorüber ist, sitzen sie an den Mündungen der Höhlen, und so wie sich Jemand nähert, stürzen sie hinein, indem sie dabei ein schnappendes Geräusch machen. Trotz aller Mühe war K. nicht im Stande, zu entdecken, wie sie es hervorbringen.

Nach Alcock bringt „the red Ocypode crab“ mit der stärkeren Scheere einen Laut hervor, mit welchem sie Thiere derselben Species von ihrer Höhle verscheucht. Es bleibt indess unbewiesen, dass es der Schall ist, der die Thiere verscheucht.

geräuschlos nähernd, im Wasser selbst keinen Laut hervorbringen, nach dem sich die — andererseits mit Seh-, Tast- und Witterungsorganen so gut ausgerüsteten — Thiere zu Angriff, Flucht oder Vertheidigung richten könnten. Was sollen gar Apparate zur Perception musikalischer Töne innerhalb eines nicht geringen Umfanges — Hensen sprach von drei Octaven bei manchen Krebsen —, da doch solche Töne im Wasser nicht hervorgebracht werden. Dass bei manchen Krebsen im Laboratoriumversuch an Spirituspräparaten verschiedene Haare der freien Körperoberfläche auf verschiedene Töne in Schwingung geriethen, ist eine mehr physikalisch als physiologisch interessante Thatsache, so lange nicht erwiesen ist, dass die Krebse hören. Wenn man die feinen Härchen auf dem Vorderarm oder dem Handrücken eines Menschen betrachtet und verschiedene Töne hervorbringt, so wird man finden, dass bald dieses, bald jenes Haar in Vibration geräth; daraus kann doch nicht hervorgehen, dass wir mit diesen Haaren hören¹⁾.

1) Rabl-Rückhard sagt im Anschluss an eine Besprechung der passiven Bewegungen der Büschelhaare bei der Wasserassel: Es will mir scheinen, als wenn die ausserordentlich leichte Beweglichkeit der betreffenden Gebilde sich kaum mit ihrer Deutung als Hörhaare vereinigen liesse. Wir sind gewohnt, uns unter letzteren ziemlich starre Gebilde vorzustellen, die durch den Schall in kurze, schnell wiederkehrende Vibrationen versetzt werden, während das relativ langsame Hin- und Herflottiren der Büschelhaare eine ganz andere Form der Bewegung darstellt. Die Fiederhaare wenigstens, welche bei höheren Crustaceen nach den interessanten Untersuchungen von Hensen als Hörhaare gedeutet werden, zeigen jedenfalls erstere, nicht aber diese Bewegung. . . . Es scheint mir durchaus noch nicht erwiesen, dass in allen Fällen, wo sogenannte Gehörorgane entdeckt und Reactionen der Thiere auf Reize, die wir als akustische bezeichnen, beobachtet wurden, es sich überhaupt um wirkliche Gehörempfindung handelte. Die Gehörhaare niederer Thiere können sehr wohl den Eindruck einer uns als Ton erscheinenden Vibration dem Thiere als reine Tastempfindung in derselben Weise vermitteln, wie ein Tauber mittelst des in seinen Händen gehaltenen Papierstückes Geräusche und Töne fühlt. Es liegt die Vermuthung nahe, dass die Büschelhaare (des Asellus) einfache Orientirungsorgane der Tastempfindung sind. Es müsste diesen Thieren ein an ihren stets tastend und prüfend vorgestreckten Antennen befindliches Organ von grossem Nutzen sein, welches die durch das Herannahen anderer, seien es Raub-, seien es Beutethiere, erregten Wasserwellen zur Perception brächte. Das Vorhandensein ähnlicher Bildungen an anderen Körpertheilen, z. B. den Schwanzanhängen, würde nicht gegen diese Deutung sprechen; im Gegentheil, letztere würden dadurch als hintere Orientirungsorgane für von hinten her erregte Wellen dasselbe leisten, wie vorn die Antennen.

So hat auch Helmholtz — wie Hensen selbst anführt — sehr vorsichtig bemerkt, dass „nur der Nachweis, dass solche Theile schwingen und abgestimmt sein können, an jenen Versuchen von Interesse ist“¹⁾.

Höchst wahrscheinlich sind jene Härchen einfach Tastorgane.

Dass der Schall für das Leben im Wasser keine oder höchstens nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt, hängt vielleicht mit ähnlichen Momenten zusammen, wie ich sie zur Erklärung der Thatsache in Betracht gezogen habe, dass die Wasserthiere mit hochentwickelten Augen im Gegensatze zu den Luftthieren kurzsichtig sind und für die Ferne accommodiren. Ein Säugethier oder ein Vogel wird durch Schall, durch einen Schrei, einen Ruf, ein Rascheln im Gezweige aufmerksam und richtet sich danach auf sehr grosse Entfernung zum Angriff oder zur Flucht oder zum Suchen des anderen Geschlechtes. Im Wasser, das auf einigermaassen grosse Strecken doch undurchsichtig ist und der raschen Fortbewegung, von wenigen sehr schnell schwimmenden Fischen und Säugern abgesehen, viel stärkere Hemmung entgegensetzt als die Luft, wäre Thieren, welche vermuthlich über eine feine Perception der Wasserbewegung verfügen — man denke an die Wellenliebkosungen der Fische zur Fortpflanzungszeit —, der Gehörsinn viel weniger nötig und nützlich als vielen Luftthieren.

Erwäge ich zusammenfassend, dass aus der freien Luft fast kein Schall ins Wasser dringt, dass im Wasser fast kein Schall producirt wird, dass die bisher bei den Krebsen als Hörreactionen gedeuteten Erscheinungen sich ungezwungen als Tango reflexe erklären, dass die statische Function der früher ausschliesslich als Hörorgan, oder doch auch als Hörorgan bei den Krebsen aufgefassten Bildungen sicher erwiesen ist — ich werde selbst neue Beweise dafür er-

Jourdain sagt: „Tous es prolongements rigides et élastiques qui se rencontrent à la surface du test des crustacés possèdent la propriété d'entrer en vibration à l'unisson de telle ou telle note selon leurs dimensions. Il en est de même incontestablement des tous les poils; cependant il ne peut venir à personne l'idée de faire des vibrisses d'un chat par exemple un appareil d'audition.“

Auch Minot vermisst zwingende Beweise für die Richtigkeit der Deutung als Hörhaare.

1) In einer eingehenden Discussion des Hensen'schen Versuches an den Haaren der Körperoberfläche von Mysis kam Rinne zu dem Resultat: Ich muss daher vorläufig den ganzen Versuch für ungeeignet halten, etwas für oder gegen Helmholtz zu beweisen.

bringen — und dass trotz ihrer Zerstörung die bisher als Hörreactionen gedeuteten Reflexe zu Stande kommen können, so scheint mir vorläufig, so lange von den Anhängern und Verfechtern des Gehörssinnes bei den Crustaceen keine besseren Beweise für seine Existenz als die bisher vorliegenden beigebracht werden, keine Berechtigung vorhanden, diesen Thieren Gehörsinn zuzuschreiben.

Ja es ist sehr wahrscheinlich, dass er nicht nur den Krebsen, sondern — mit wenigen Ausnahmen vielleicht unter den Insecten — sogar den Wasserthieren überhaupt von den Amphibien abwärts und speciell den Wirbellosen fehlt¹⁾.

So sind wir nach sechzig Jahren wieder bei einer Ansicht angelangt, die schon Johannes Müller ausgesprochen hat: „Bei den mehrsten wirbellosen Thieren kennt man keine dem Gehörorgan vergleichbaren Theile, und es kann sogar für manche zweifelhaft sein, ob sie hören, da nicht jede Reaction gegen Schwingungen Ton genannt werden kann, dieselben Schwingungen vielmehr auch durch das Gefühl als Bewegung vernommen werden können²⁾).

Das von den Zoologen noch immer als „Hörorgan, Otolith, Hörblase u. s. w.“ geführte Organ wäre vielleicht nie zu diesem ganz ungerechtfertigten Namen gekommen, wenn man nicht die Fabeln von dem ausserordentlich feinen Gehör der Krebse gekannt oder geglaubt hätte.

1) Hingegen scheint die Fähigkeit, auf Erschütterung zu reagiren, etwas sehr Primitives und in der Thierreihe von tief unten herauf verbreitet zu sein. Die abgelösten Pedicellarien mancher Seeigel schlagen auf Erschütterung zusammen. Fischer berichtet von einer Actinie (*Edwardsia Quatrefages*): „... Un bruit un peu fort, un coup de sifflet aigu déterminaient la rétraction.“ Von einer anderen: „... J'ai examiné récemment une Actinie de la Méditerranée (*Phelliopsis nummus Andres*) qui ne restait épanouie que lorsque le plus grand silence régnait dans la pièce où elle était placée.“ Bei den Fischen dienen nach Bonnier die Seitenorgane zur Perception von Erschütterungen des Mediums. Das „Ohr“ ist ein hoch differenzirtes Seitenorgan. Beiden Systemen fällt eine ähnliche Function (Seisesthésie) — nicht „audition“ — zu.

2) So sagt auch Harless (1853): „... Die Erzitterungen in dem das Thier umgebenden Medium pflanzen sich ohne alle weitere Vorbereitung und Einrichtung direct bis zu den Nerven fort und werden von ihnen (?) als Bewegungen empfunden, und zwar möglicher Weise mit einer solchen Feinheit der Distinction, dass dadurch die Empfindung des Schalles bis zu einem gewissen Grade ersetzt werden kann, ohne dass es freilich zu der bestimmten, uns bekannten Empfindungsqualität des Schalles oder Tones kommen dürfte...“

Farre, der das (statische) Organ selbstständig entdeckte, war nicht ganz entfernt von der richtigen Deutung seiner Function, wenn er sagte: „Die Thatsache, dass die Steine immer auf derjenigen Oberfläche sassen, welche bei gewöhnlicher Lage des Thieres die niedrigste sei, dass folglich die Steine durch ihr Gewicht stets in Berührung oder dicht an den Haaren sein müssten, scheint anzudeuten, dass unmittelbare Berührung nöthig für die Function dieses Organes wäre . . .“ Aber der Glaube an den Gehörsinn führte ihn irre.

Er nahm zögernd an, „dass es dem gewöhnlichen Hören dient, weil die Ansicht allgemein verbreitet ist, dass die Kruster sehr schallempfindlich sind“, meint aber trotzdem: „Wenn es ein Hörorgan sein soll, so ist es doch auffallend, dass es in anatomischer Hinsicht nichts anderes als die Wiederholung eines Tastorganes ist.“

Später wurde der Irrthum noch übertrieben und den Tastorganen wegen der Aehnlichkeit mit dem „Ohr“ auch Hörfunction zugeschrieben.

Jetzt sind wir berechtigt, die ganze Auffassung wieder umzukehren, und ich möchte mich einer ähnlichen Ansicht anschliessen, wie sie Verworn geäussert hat: Dass die Statolithenorgane in der Wirbelthierreihe mit den Gehörorganen in engem Connex stehen möchte ich nicht aus einer Differenzirung zweier verschiedener, ursprünglich von demselben Organ versehener Functionen herleiten . . . Mir scheint die räumliche Vereinigung von Statolithenapparat und Gehörorgan bei den Wirbelthieren vielmehr keine andere Bedeutung zu besitzen, als z. B. die Vereinigung von Statolithenapparat mit anderen Sinnesorganen wie mit Sehorgan und chemischen Sinnesorganen bei den Medusen . . . Wenn man die Sinnesorgane nach der Reizqualität, für deren Uebermittlung sie angepasst sind, bestimmt, so ist das Statolithenorgan nichts weiter als ein besonders differenzirtes Organ für Uebertragung von Berührungreizen, ebenso wie beispielsweise die sämtlichen Endapparate der sensiblen Hautnerven des menschlichen Körpers, welche tactile Tast- und Druckempfindungen vermitteln.

Die Resultate

der vorliegenden Arbeit lauten kurzgefasst:

I. Die von mir untersuchten Crustaceen zeigten keine Art von Reaction, welche zur Annahme eines Gehörsinnes bei diesen Thieren berechtigen oder nöthigen würde.

II. Auf Schall aus der Luft — Töne, Geräusche, Knall, Schuss — reagierten die von mir untersuchten, im Wasser lebenden Krebse überhaupt nicht. Auch auf Schall, welcher im Wasser hervorgerufen oder diesem wirksam zugeleitet wurde, reagierten viele Crustaceen nicht in erkennbarer Weise.

Die wenigen Arten, welche überhaupt reagiren, thun dies in einer Weise, welche nicht anzunehmen gestattet, dass die Thiere nahen und fernen, starken und schwachen Schall oder verschiedene Tonhöhen unterscheiden, sondern die Reaction besteht in einem schablonenhaften Fluchtreflex.

Auch diese Reaction kommt nur bei so geringer oder ganz wenig grösserer, nach Decimetern messbarer Entfernung von der Schallquelle oder einem Schallreflector zu Stande, als auch ein Mensch mit der ins Wasser getauchten Hand — also mit Hülfe des Tastsinnes — die mit der Schallproduction verbundene Erschütterung oder Vibration wahrnehmen kann.

III. Die bei manchen Crustaceen (Dekapoden, Mysiden) durch vermeintliche „Schall“-Reize auslösbaren heftigen Bewegungen (Schwanzschlag, Sprung) sind als Tangoreflexe vollkommen erklärbar und daher vorläufig als solche, nicht als Hörreflexe aufzufassen.

IV. Die in einem Schwanzschlag bestehenden Vibrations- oder Erschütterungs-Tangoreflexe fielen bei den Krebsen, deren Statocysten im Schwanzanhang liegen — den von mir untersuchten Mysiden (bei den Nordseemysiden scheint dies anders zu sein) — nach Entstatung aus.

Dieser Ausfall ist vielleicht dahin zu erklären, dass bei Vibrationen — die allerdings normaler Weise das Thier kaum treffen — auch von den Härchen der Statocyste der Fluchtreflex ausgelöst werden kann, ausserdem kommt bei den operirten Thieren die mechanische Behinderung des Schwanzschlags, der Ausfall der statischen Organe, eine Reflexhemmung — bei solchen Thieren fallen auch andere Tangoreflexe und sogar Photoreflexe aus — in Betracht.

V. Nach Zerstörung der Statocysten zeigen auch solche Krebse, bei welchen diese Organe nicht im Schwanzanhang, sondern in den Basalgliedern der Antennen liegen — durch den Eingriff und den Verlust des statischen Sinnes — eine gewisse Reflexhemmung. Doch tritt auf „Schall“-Reize unter geeigneten Be-

dingungen — z. B. wenn sie strychninisirt sind — der bisher als Hörreflex gedeutete Tangoreflex auch bei solchen Thieren ein, welche vor oder nach der Strychninisirung der Statocysten beraubt wurden.

VI. Es liegt kein zwingender Grund vor, den Statocysten der Krebse, mögen sie nun Statolithen enthalten oder nicht, irgend welche Hörfunction zuzuschreiben.

In Anbetracht der sicher nachgewiesenen statischen Function jener Organe sind in Zukunft die Ausdrücke „Otocyste“ und „Otolith“ zu vermeiden und durch „Statocyste“ und „Statolith“ zu ersetzen.

L i t e r a t u r.

Aelianus, De natura animalium libri 18. Lipsiae 1784.

Alecock, On the stridulating apparatus of the red ocyode crab. Ann. Magaz. Nat. Hist. 10. 1892.

Bateson, The sense organs and perceptions of fishes. Journal of the Marine Biological Association vol. 1. Plymouth 1889/90.

Bethe, Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Biolog. Centralblatt Bd. 14.

— Die Otocyste von Mysis. Zoolog. Jahrbücher Bd. 8. 1895.

— Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 68.

Bonnier, Sur le sens latéral. C. R. Société Biologie Paris t. 2. 1896.

Cyon, Recherches expérimentales sur les fonctions des canaux semicirculaires etc. Paris 1878.

Delage, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. de Zool. expér. 2. sér. t. 5. 1887.

Ehlers, An indischen Fürstenhöfen Bd. 2. 4. Aufl. Berlin 1895.

Engelmann, Ueber die Function der Otolithen. Zool. Anzeiger 1887.

Farre, On the organ of hearing in Crustacea. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1843.

Fisher, Description d'une nouvelle espèce du genre *Edwardsia Quatrefages*.

Garbini, Sistema nervoso del Palaemonetes varians. Atti della Società Veneto-Trentina di Scienze naturali VII. 1880.

Harless, Artikel „Hören“ im Handwörterbuch der Physiologie, herausg. von Wagner. Bd. 4. Braunschweig 1883.

Heller, Die Crustaceen des südlichen Europa. Wien 1863.

Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen. 4. Ausg. Braunschweig 1877.

Hensen, Studien über das Gehörorgan der Dekapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13. 1863.

- Hensen, Physiologie des Gehörs. Handbuch der Physiologie. Herausg. von Hermann. Leipzig 1880.
- Jourdan, Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Thiere. Uebersetzt von Marshall. Leipzig 1891.
- Jourdain, Recherches sur les poils de l'antenne interne des Crustacés. Journ. Anatom. Physiol. t. 17. 1881.
- Kreidl, Ueber die Perception der Schallwellen bei den Fischen. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 61. 1895.
- Ein weiterer Versuch über das angebliche Hören eines Glockenzeichens durch die Fische. Ibid. 63. 1896.
- Kreidl, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. II. Versuche an Krebsen. Wien. Ber. Bd. 102. 1893.
- Lubbock, The Senses, Instincts and Intelligence of animals. London 1891.
- Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée t. 12. Paris 1876/77.
- Minasi, Dissertazione seconda su de timpanetti dell' udito scoperti nel granchio paguro e sulla bizzarra di lui vita. Napoli 1775.
- Minot, Comparative Morphology of the Ear. American Journal Otology. vol. 4. 1882.
- M'Kendrick, On sound and speech waves as reveceled by the phonograph. Proc. Phil. Soc. Glasgow 1896.
- Möbius, Ueber die Entstehung der Töne, welche *Palinurus vulgaris* mit den äusseren Fühlern hervorbringt. Archiv für Naturgeschichte Bd. 88 Theil I. 1867.
- J. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen Bd. 2 Abth. 1. Coblenz 1837.
- Nagel, Die niederen Sinne der Insecten. Tübingen 1892.
- Parker, Note on the stridulating organ of *Palinurus vulgaris*. Proceedings Zool. Soc. London 1878.
- Rabl-Rückhard, Ueber die Hörhaare der Isopoden, besonders des *Asellus aquaticus*. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1878.
- Regnard, Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les caux. Paris 1891.
- Rinne, Beitrag zur Physiologie des menschlichen Ohres. Zeitschr. für ration. Medicin Bd. 24. 1865.
- Rosenthal, Ueber den Geruchsinne der Insecten. Reil's Arch. f. d. Phys. Bd. 10. 1811.
- Stebbing, A history of Crustacea. London 1893.
- Stein, Die Lehren von den Functionen der einzelnen Theile des Ohrlabyrinthes. Uebers. von Krzywicki. Jena 1894.
- Verworn, Gleichgewicht und Otolithenorgan. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 50.
- Weber, De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.

Die physiologischen Herzgifte.

I. Theil.

Von

E. von Cyon.

(Mit 18 Textfiguren.)

Unter der Bezeichnung physiologische Herzgifte verstehe ich die wirksamen Substanzen, welche im Organismus normaler Weise gebildet werden, und deren functionelle Bestimmung es ist, die Thätigkeit der Herz- und Gefässnerven zu beeinflussen, deren Tonus zu unterhalten und zu reguliren. Das Jodothyrim, die wirksamen Substanzen der Hypophyse und der Nebennieren gehören in diesem Sinne zu den physiologischen Herzgiften. Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass auch die anderen Gefässdrüsen Substanzen mit analogen Bestimmungen produciren. Die hier mitzutheilenden Versuche hatten zum Zweck, experimentell die genaueren Beziehungen der genannten Substanzen zum Nervensystem des Herzens und der Blutgefässe festzustellen und — wenn festgestellt — deren Wirkungen mit denen einiger äusserer Herzgifte, die in ihrer Wirkungsweise am besten bekannt sind, zu vergleichen. Ich wählte Atropin, Muscarin, Nicotin und Chloral als solche Vergleichsobjecte.

I. Jodothyrim.

Die eclatante Wirkungsweise des Jodothyrim als mächtigen Erregers der beiden wichtigsten regulatorischen Nerven der Herzthätigkeit — des Vagus und Depressor — ist schon näher in meinen früheren Arbeiten über die Beziehungen der Schilddrüse zum Herzen ¹⁾ dargelegt worden. Ich will hier nur erinnern, dass die von Baumann entdeckte Substanz schon in kleinen Dosen die Erregbarkeit sowohl der centralen wie der peripheren Endorgane, als wahrscheinlich die auch der Stämme des Herzvagus und des Depressor zu erhöhen vermag; bei stärkeren Dosen steigert sich in gewissen Fällen diese Wirkung bis zur selbstständigen Erregung dieser Organe, die

1) Beiträge zur Physiologie der Schilddrüse und des Herzens. Dieses Archiv Bd. 70; auch gesondert bei Emil Strauss erschienen.

aber gewöhnlich nur kurzdauernd ist. Ist deren physiologische Erregbarkeit ein wenig herabgesetzt oder erloschen, wie z. B. in meinen Versuchen unter dem Einfluss der strumösen Erkrankungen und Entartungen der Schilddrüse, der Thyreoidektomie oder der Einführung von Jod, so vermag das Jodothyryn dieselbe zu erhöhen resp. wiederherzustellen. So z. B. vermochte gewöhnlich die beim Kaninchen gemachte intravenöse Einspritzung von 2 ccm Jodothyryn (enthaltend 1,8 mg Jod) die durch auf demselben Wege eingeführten 2 g Jodnatrium (1,054 g Jod) gelähmten Herzvagi und Depressores wieder erregbar zu machen. Diese Thatsache drängte mich zum Schlüsse, dass das Jodothyryn, indem es die Erregbarkeit der genannten regulatorischen Herznerven zu unterhalten hat, gleichzeitig dazu bestimmt ist, den Organismus vom Jod, als einer diese Erregbarkeit schädigenden Substanz, zu befreien; wobei nicht ausgeschlossen ist, dass bei der Bildung des Jodothyryns in der Schilddrüse gleichzeitig auch irgend ein organisches Zersetzungsproduct, das dem Jod analog toxisch wirkt, unschädlich resp. nutzbringend gemacht wird.

Die Erhöhung der Erregbarkeit von Mechanismen, welche die Herzschläge verstärken und verlangsamen und die Blutgefässe erweitern, muss selbstverständlich auf die Thätigkeit ihrer Antagonisten, der beschleunigenden Herznerven und der Gefässverenger herabsetzend wirken. Ob das Jodothyryn dies nur indirect erzielt oder auch direct die Erregbarkeit der N. accelerantes und der Vasoconstrictoren herabsetzt, habe ich nicht sicher feststellen können. Wahrscheinlich ist beides der Fall.

Es war nun von hohem Interesse, zu erforschen, ob diese erregbarkeiterhöhende Fähigkeit des Jodothyryns sich auch dann wird äussern können, wenn die Herzvagi durch die im Organismus nicht normal vorkommenden Gifte gelähmt werden. Zur Prüfung wählte ich Atropin, das die Enden dieser Nerven in absoluter Weise ausser Thätigkeit zu setzen vermag.

Aus der Reihe der zu diesem Zwecke angestellten Versuche sollen hier einige als Beispiele angeführt werden.

Versuch 1.

Grosses Kaninchen; etwas strumös. Dieses Kaninchen (sowie die der Versuche 2 und 3) stammt vom Wurf des Kaninchens, dem ich am 8. Juli vorigen Jahres die beiden Depressores reseziert und am 23. Juli die Schilddrüsen beiderseits extirpiert habe.¹⁾ Morphinumnarkose.

1) Beitr. z. Phys. d. Schilddrüse u. d. Herzens. Dieses Arch. Bd. 70 S. 179.

Tabelle I.

	Reizstärke in Einheiten ¹⁾	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Beginn des Versuches . . .	—	110	28	Traube'sche Wellen
Rechter Vagus durchschnitt- ten	—	120	32	
Reizung des rechten Vagus peripher	100	106—90—30	7—0	
Sofort nach der Reizung . .	—	148	26	
Einige Zeit darauf	—	114	32	
Einspritzen von 0,4 mg Atro- pin	—	—	—	
Reizung des Vagus	100	112	32	
Reizung des Vagus	200	114	24	Puls stärker
Reizung des Vagus	500	98—114	16	Sehr grosse Pulse
Neue Einspritzung v. 0,4 mg Atropin	—	—	—	
Reizung des Vagus	500	110	32	
Einspritzen von 2 ccm Jodo- thyryn	—	106—114	28—32	
Reizung des Vagus	100	106	20	Grosse Pulse
Reizung des Vagus	200	106	18	Grosse Pulse
Reizung des Vagus	100	106	18	Grosse Pulse
Reizung des Vagus	100	96	14	Grosse Pulse
Neue Einspritzung von 2 ccm Jodothyryn	—	110	34	
Reizung des Vagus	500	100	14	Grosse Pulse
Reizung des Vagus	1000	100	14	
Reizung des Vagus	200	100	14	Reizung des linken Vagus erzeugt d. gleichen Effect

Wie aus der Tabelle ersichtlich, vermochte die Einspritzung von 2 ccm Jodothyryn (1 ccm = 0,9 mg Jod) die Erregbarkeit der Vagi sofort herzustellen. Diese restituirende Wirkung äusserte sich aber nur in der Möglichkeit, durch deren elektrische Reizung die Herzschläge verlangsamen zu können. Einen Stillstand vermochte auch die Reizung mit 1000 E. nicht zu erzielen, während eine solche vor der Atropineinspritzung schon bei 100 E. einzutreten pflegte. Einige Vaguspulse treten sogar während der Einspritzung des Jodothyryns schon spontan auf. Die Wiederkehr der Erregbarkeit hatte sich also auch durch eine schwache Erregung der Vagusenden geäussert.

Wie in diesem so auch in den anderen Versuchen zeigte es

1) Siehe l. c. S. 126.

sich, dass die Stärke des reizenden Stromes keinen merklichen Einfluss auf den Erfolg der Vaguserregung auszuüben vermag. In der That wurde die Stärke der Verlangsamung nur beeinflusst durch die Menge des eingeführten Jodothyris und durch den Zeitraum, welcher zwischen dieser Einführung und der Reizung verflossen war. So sehen wir, dass nach der ersten Einspritzung die Verlangsamung durch 500 E. geringer war als die darauf vorgenommene Reizung mit 200 F. Wenn 1000 E. einen grösseren Erfolg erzielten, so rührte dies sicherlich von der späteren Reizung her. Dies wird dadurch bewiesen, dass nach der zweiten Einspritzung von Jodothyris die Reizungen der Vagi mit den angegebenen drei Stromestärken den gleichen Erfolg erzielten, d. h. eine Verlangsamung auf 14 Schläge in 10 Secunden bewirkten.

Auch auf die Höhe der Excursionen bleibt die Stärke der elektrischen Reizung meistens ohne wesentlichen Einfluss. Wie die beiliegende Curve zeigt, unterscheiden sich die Herzschläge weder durch ihre Frequenz, noch durch die Stärke. Nur in ganz seltenen Fällen wird letztere ein wenig erhöht, bei gleichbleibender Frequenz.

Versuch 2.

Strumöses Kaninchen von demselben Wurf stammend. Leichte Morphinmirkose. Atropin, Jodothyris und Muscarin.

Curve 1. Reizung der Vagi bei α mit 500 E. und 1000 E. nach Einspritzung von 2 ccm Jodothyris bei einem Kaninchen, dessen Vagusenden vorher durch Atropin gelähmt wurden (Tabelle I); bei β Ende der Reizung.

Tabelle II.

	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Pulse in 10 Sec.	Bemerkungen
	—	180	46	
Reizung des rechten Vagus . .	100	34	0	
Bald darauf	—	140	42	
Reizung des n. Depressor . .	100	100	44	
Durchschneidung d.rechten Vagus	—	150	42	
Reizung des Sympathicus central	—	74	42	
Nach Reizung.	—	140	42	
Einspritzung von 0,4 mg Atropin	—	120	38—40	
Reizung des Vagus	100	120	38	
Reizung des Sympathicus central	200	60	38	
15 Minuten darauf Durchschnei- dung des linken Depressor .	—	120	40	
Reizung des linken Depressor .	100	68	32	
Linker Vagus durchschnitten .	—	130	40	
Reizung des linken Vagus . .	200	104	18	
Nach der Reizung	—	160	34	
Reizung des linken Vagus . .	200	122	15	
Einspritzung von 0,5 mg Atropin	—	130	36—38	
Reizung des linken Vagus . .	200	130	38	
Reizung des rechten Vagus . .	200	130	38—40	
Reizung des linken Depressor .	200	128	38	
Reizung des rechten Depressor	200	126	38	
Reizung des linken Vagus . .	600	126	38	
Einspritzung v. 2 ccm Jodothyrim	—	130	38	
Reizung des rechten Vagus . .	200	130	20	Grosse Vaguspulse
Reizung des linken Vagus . .	200	130	32	Pulse sind meistens ver-
Sofort nach Reizung	—	170	38	grössert
Reizung des linken Depressor .	200	120	38	
Darauf Druck von Neuem . .	—	170	38	
Reizung des rechten Depressor	200	90	38	Athembewegungen
Einspritzung v. 2 ccm Jodothyrim	—	140	40	bleiben sichtbar
Sofortige Reizung d. rechten Vagus	300	110	12	
Reizung des rechten Vagus . .	400	110	12	
Reizung des rechten Vagus . .	600	110	12	
Reizung des linken Vagus . .	200	130	16	
Reizung des linken Vagus . .	600	130	16	
Reizung des rechten Depressor	600	68	38—34	
Einspritzung v. 2 ccm Jodothyrim	—	—	—	
Reizung des linken Vagus . .	200	98—130	10—16	
Reizung des linken Vagus . .	600	98—130	10—16	
Reizung des rechten Vagus . .	600	118	12	
Nach 5 Minuten	—	144	38	
Erste Einspritzung von 0,3 mg Muscarin.	—	88	26	Allmälige Drucksen-
Reizung des rechten Vagus . .	200	90	12	kung und Verlang-
Reizung des rechten Vagus . .	600	96	12	samung der Herz-
Zweite Einspritzung von 0,3 mg Muscarin.	—	116	17—16	schläge
Reizung des rechten Vagus . .	100	96	12	Pulse viel stärker
Einige Zeit darauf	—	144	16	
Reizung des linken Depressor .	—	86	16	
Reizung des rechten Depressor	—	60	16	
Einspritzung v. 2 ccm Jodothyrim und Reizung des rechten Vagus	1000	108	6	

Aus diesem ausführlich mitgetheilten Versuche sind ausser der mehrmaligen Herstellung der Erregbarkeit der Vagusenden durch Jodothyryn noch folgende Thatsachen hervorzuheben: 1. Trotz der theilweise hergestellten Erregbarkeit der Vagi vermochten auch die mehrmaligen Einspritzungen von Muscarin keinen Stillstand des Herzens zu veranlassen. Man hat es hier also mit derselben Erscheinung wie bei der elektrischen Reizung der Vagi zu thun. Die Lähmung der Vagi durch Atropin wird nur insofern aufgehoben, dass die Erregung dieses Nerven bedeutende Verlangsamungen veranlassen kann, einen Stillstand ist man aber nicht mehr im Stande zu erzeugen.

2. Atropin wirkt auf die Depressores in demselben Sinne wie auf den Vagus, wenn auch in weniger ausgesprochenen Weise: es setzt deren Erregbarkeit herab, ohne sie ganz aufzuheben. Dagegen wirkt Muscarin auf diese Nerven in ganz gewaltiger Weise, indem es in noch höherem Maasse als das Jodothyryn deren Erregbarkeit zu steigern vermag.

Muscarin übt also auf den Depressor dieselbe erregende Wirkung wie auf den Herzvagus aus. Wie wir noch mehrmals zeigen werden, geht aus allen unsern an Säugethieren ausgeführten Versuchen über das Muscarin mit unabweisbarer Gewissheit hervor, dass diese Substanz nicht etwa durch Lähmung der Muskelsubstanz des Herzens (Gaskell) oder heftige Erregung des linken Ventrikels (v. Basch), sondern nur durch die Erregung der Enden des Herzvagus den Stillstand veranlasst. Dieses folgte ja schon klar aus der Aufhebung dieses Stillstandes durch Einführung von Atropin. Die Versuche über den Antagonismus zwischen Muscarin und Jodnatrium werden dies nochmals in schöner Weise demonstrieren.

Ehe ich zur Anführung solcher Versuche übergehe, will ich hier noch als Beispiel einen am thyreoidektomirten Kaninchen angestellten Versuch mittheilen, der bezeugt, dass auch bei solchen Thieren das Jodothyryn im Stande ist, die Atropinlähmung des Vagus aufzuheben.

Versuch 8.

Einem Kaninchen von derselben Herkunft wie die vorhergegangenen wurden beide Schilddrüsen am 19. Januar entfernt. Das Thier ertrug die Operation ohne merklichen Schaden. Bis zum 1. Februar, Datum des Versuches, hat es an Gewicht 150 g gewonnen: 2000 statt 1850 g.

Tabelle III.

Versuch 3.	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
	—	116	24	Respirat. 3 in 10 Sec.
Reizung des Vagus (ununterbunden)	100	76	10	
Reizung des rechten Depressor (ununterbunden) . . .	100	100	26	
Reizung des durchschnittenen Depressor	200	90	22	
Darauf	—	128	28	
Reizung des undurchschnittenen Sympathicus	200	60	15	Grosse Actionspulse, Ohrgefässe stark verengt, Pupillen erweitert
Reizung des centralen Endes des durchschnittenen Sympathicus	200	60	18	Grosse Actionspulse
Reizung des Depressor	200	80	29	
Reizung des durchschnittenen rechten Vagus	200	104—22	10—0	9 Sec. langer Stillstand
Durchschneidung des linken Vagus	—	134	34	
Reizung des linken Vagus	200	30	6—0	10 Sec. langer Stillstand
Reizung von Vagus u. Sympathicus	400	44	0	Sofortiger Stillstand während der ganzen 14 Sec. dauernden Reizung
Einspritzung von 0,4 mg Atropin	—	122	32	
Reizung des rechten Vagus	200	128	32	
Reizung des linken Vagus	200	128	32	
Einspritzung von 2 ccm Jodothylin	—	110	26	
Reizung des rechten Vagus	200	108	20	
Reizung des linken Vagus	400	104	22	
Reizung des rechten Vagus	600	116	20	Pulse stärker
Zweite Einspritzung von 2 ccm Jodothylin	—	120	26	
Reizung des linken Vagus	400	96—12	16—18	Grosse Pulse
Reizung des rechten Vagus	400	108	14	Grosse Actionspulse
Nach 10 Minuten	—	118	38	Pulse wieder fast von normaler Form
Reizung des rechten Vagus	1000	100	12—10	
Reizung des linken Vagus	1000	100	10	
Reizung von rechtem Vagus und Sympathicus	1500	90	6—8(?)	Doppelpulse
10 Minuten später	—	126	30	
Reizung d. rechten Depressor	—	50	26	

Auch dieser Versuch demonstriert in klarer Weise die Fähigkeit des Jodothyrlins, die lähmenden Eigenschaften des Atropins auf die Vagusenden aufzuheben. Nur eine Erscheinung ist besonders hervorzuheben: Reizung des centralen Sympathicus erzeugte eine beträchtliche Drucksenkung mit bedeutender Verstärkung der Herzschläge, die gleichzeitig seltener wurden. Die beiliegende Curve 2 gibt diese eigenthümliche Wirkung wieder, welche ich bei allen Kaninchen von demselben Wurfe beobachtet habe. Diese Erscheinung ist noch

auffallender, wenn wir die Curve 2 mit der Curve 3 vergleichen, welche bei demselben Thiere durch Reizung des Depressor derselben Seite erhalten wurde.

Curve 2. Bei *a* Reizung des centralen Sympathicusendes beim thyreoidektomirten Kaninchen; *b* Ende der Reizung.

Curve 3. Vers. 3. Reizung des Depressor beim thyreoidektomirten Kaninchen.
E. Pfäfer, Archiv für Physiologie. Bd. 73.

Wie schon erwähnt, stammten diese Kaninchen von demjenigen ab, dem ich am 8. Juli vorigen Jahres die beiden Depressores durchschnitten und am 23. Juli die Schilddrüsen entfernt habe. Die Operation wurde ohne auffällige Erscheinungen ertragen; als ich am 18. Januar dieses Kaninchen dem Versuche unterzog, hatte es an Gewicht um mehr als 1 kg zugenommen und war von neuem trüchtig.

Der Blutdruck dieses Kaninchens war ziemlich niedrig (100 mm), die Herzschläge selten und gross — 132 Schläge in der Minute. Keine Respirations- und keine Traube'schen Wellen.

Wie die beiliegenden Curven zeigen, erhielt man ganz den Eindruck eine Blutdruckkurve von einem kleinen Hunde vor sich zu haben.

CURVE 4. 10. JANUAR. a Reizung des vor sechs Monaten durchschnittenen Depressor bei einem thyreoidektomirten Kaninchen. b Ende der Reizung.

Reizung des centralen Stumpfes des rechten Depressor rief nur eine kleine Einknickung hervor, die sich während der Reizung mehrmals wiederholte, wodurch lange periodische Schwankungen erzeugt wurden, welche an Traube'sche Wellen erinnerten. Dagegen war der Stumpf des linken Depressor noch ziemlich erregbar geblieben trotz der vor mehr als sechs Monaten erfolgten Durchschneidung, wie aus Curve 4 ersichtlich ist. Die Reizung des Sympathicus blieb ohne merklichen Erfolg auf Blutdruck und Herzschlag. Dagegen vermochte die Reizung der centralen Vagusenden ganz beträchtliche depressorische Wirkungen zu erzeugen (Curve 5).

meiner letzten Schrift als Actionspulse¹⁾ bezeichnet habe. Die plötzliche Drucksteigerung, welche nach der Vagusreizung im Versuche vom 18. Januar erfolgte, hat also wahrscheinlich die hypertrophische Hypophyse in starke Erregung versetzt²⁾.

Auch die für Kaninchen auffallend grossen Herzschläge, welche ich nur bei dieser Kaninchenfamilie beobachtet habe, mag mit der Hypertrophie der Hypophyse in Zusammenhang stehen. Lässt sich nun die in Versuch 3 beschriebene Wirkung der centralen Sympathicusreizung auch auf ähnliche Ursachen zurückführen? Mit grosser

Wahrscheinlichkeit kann man diese Frage bejahen. Es ist aber hier nicht der Platz, näher auf diese Details einzugehen. In der zweiten Mittheilung über die Verrichtungen der Hypophyse werde ich auf diese Frage näher zurückkommen.

Nachdem der Antagonismus zwischen Jodothyrim und Atropin in unzweifelhafter Weise

1) l. c. S. 119.

2) Die Verrichtungen der Hypophyse. Dieses Archiv Bd. 71.

Curve 6. 6. 6. Heilung des peripheren Vagusendes bei demselben Kaninchen; b Ende der Reizung; c Nachwirkung.

dargethan war, war es von Interesse zu eruieren, ob Muscarin, das bekanntlich auch dem Atropin antagonistisch zu wirken vermag, auch dem Jodnatrium gegenüber eine gleiche Wirksamkeit wird zeigen können. Da Jod ein Antagonist des Jodothyrens ist, welches einige Muscarin analoge Eigenschaften, sogar in höherem Grade besitzt, so war vorausszusehen, dass dem so sein wird. Die Versuchsergebnisse haben dies auch vollauf bestätigt. Als Beispiele führe ich folgende Versuche an.

Versuch 4.

Ein Kaninchen von demselben Wurf wie die früheren wurde der abwechselnden Einwirkung von Muscarin in Lösung von 1 g auf 200 ccm und Jodnatrium in 40% Lösung (10 g auf 25 ccm physiologischer Kochsalzlösung) unterworfen. Tabelle IV zeigt die Resultate.

Tabelle IV.

Versuch 4.	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Reizung des rechten Vagus.	100	136 30	42 0	Abwechselnd 42 Einzel- schläge oder 21 Doppel- pulse
Reizung d. rechten Depressor	100	110	44	Die Doppelpulse ver- schwinden während der
Einige Zeit darauf.	—	140	20 Doppelp.	Reizung, um bald darauf
Reizung des linken Depressor	100	58	20 Einzelp.	zurückzukehren
Nach der Reizung	—	130	44 Einzelp.	
Nach Durchschneidung des rechten Vagus	—	140	44	Doppelpulse definitiv ver- schwunden
Erste Einspritzung v. 0,3 mg Muscarin	—	160—66	16—17	Grosse Vaguspulse
Nach einigen Minuten. . . .	—	100—137—156	26	Pulse etwas kleiner, aber noch immer verstärkt
Neue Einspritzung v. 0,5 mg Muscarin	—	100	18	Grosse Pulse
Reizung des rechten Vagus.	100	48	0	2 Stillstände von 3 Sec.
Zweite Reizung des rechten Vagus	100	46	0	Dauer
Nach der Reizung	—	124	18	Längerer Stillstand
Einspritzung von 2 ccm Jod- natrium	—	78	24	Grosse Pulse
Gleich darauf.	—	152	22	Kleine Pulse
Zweite Einspritzung v. 2 ccm Jodnatrium	—	102—150	32—34	Grosse Pulse
Reizung des rechten Vagus.	100	154	34	Kleine Pulse. Grosse
Reizung des Vagus.	300	154	30	Traube'sche Wellen
Reizung des linken Depressor	100	156	30	Pulse nähern sich d. Typus der Bigeminus Pulse
Reizung des Depressor . . .	300	116	27	
Reizung d. rechten Depressor	300	152	30	Athmung erschwert; nach den Reizungen v. Neuem
Tracheotomie.		144	30	Bigeminuspulse
Dritte Einspritzung v. 0,4 mg Muscarin		90	19	Sehr kleine Pulse
Reizung des rechten Vagus.	100	36	0	Pulse verstärkt
				Stillstand während 8 Sec.

Tabelle IV (Fortsetzung).

Versuch 4.	Reizstärke E.	Blutdruck in mm Hg	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Reizung des linken Depressor bei 140 mm Druck und 27 Pulsen	300	70	24	
Reizung des rechten Depres- sor bei 138 mm Druck und 26 Pulsen	300	108	28	
Nach einigen Minuten . . .	—	136	28	Kleine, normale Herz- schläge
Vierte Einspritzung v. 0,3 mg Muscarin	—	66	8	Grosse Vaguspulse
Nach einer Minute	—	90	12	Druck und Herzschläge regelmässig
Dritte Einspritzung von 2 ccm Jodnatrium	—	96	25	Kleine Pulse
Nach einer Minute	—	100	22	
Reizung des rechten Vagus. Vierte Einspritzung von 2 ccm Jodnatrium	500	46	0	Stillstand 3 Secunden
Reizung des rechten Vagus während 10 Secunden . .	300	46	5	
Nach der Reizung	—	120	26	
Neue Reizung des rechten Vagus	300	100	26—22	Keine Vaguspulse
Nach 5 Minuten	—	122	28	Grosse Pulse
Reizung des rechten Vagus während 11 Secunden . .	100	72—30	3—0	Stillstand während 8 Sec.
Darauf	—	122—124	20—28	
Reizung des linken Depressor	300	72	26	Allmäliger Abstieg

Wir wollen an dieser Stelle nur die direct aus dem Versuche sich ergebenden Resultate resumiren: 1. Die Wirkung des Muscarins auf die Herzschläge wird meistens schnell durch Jodnatrium aufgehoben, indem diese letztere Substanz die Vagusenden lähmt. 2. Diese Lähmung ist nur vorübergehend, und kehrt nach einigen Minuten die Muscarinwirkung von Neuem zum Vorschein. 3. Muscarin ist seinerseits im Stande, sofort die lähmende Wirkung des Jodnatriums auf den Vagus aufzuheben. 4. Auch die durch Jodnatrium erzeugte Lähmung der Depressores wird durch Muscarin aufgehoben. Die beiden Substanzen sind also absolute Antagonisten in Bezug auf den Vagus und die Depressores. 5. Der Blutdruck kann im Beginn der Muscarinwirkung trotz der schon eingetretenen Verlangsamung der bedeutend verstärkten Herzschläge noch in die Höhe gehen. 6. Die Reizung der Vagi während der Muscarinwirkung vermag, wenn letztere nicht zu stark ist, sogar einen vollkommenen Stillstand des Herzens zu erzeugen.

Curve 9. Neue Einspritzung von Muscarin bei *a*. Versuch 4.

Curve 10. Verschwinden der Doppelpulse bei Reizung der Depressores. Versuch vom 9. Februar.
a Beginn; *b* Ende der Reizung.

Curve 11. Eigentümliche Pulsform bei Reizung des Vagus nach der zweiten Einspritzung von Jodnatrium.

Der folgende Versuch 5 ist von Interesse, weil er einen Vergleich gestattet zwischen den Wirkungen des Muscarins und des Jodothyris, gegenüber dem lähmenden Einfluss des Jodnatriums auf die Herzvagi und Depressores. Die Muscarin- und Jodnatriumlösungen waren von derselben Concentration wie im vorigen Versuch.

Einem normalen Kaninchen, mit Morphinum narkotisiert, wurden 0,3 mg Muscarin intravenös eingespritzt. Der Blutdruck sank sofort von 112 auf 48, die Zahl der Herzschläge von 36 auf 10 in 10 Secunden. Die Excursionshöhe stieg von 4 mm auf 28 mm. Einspritzung von 2 ccm Jodnatrium erhöhte die Schlagzahl auf 16 in 10 Secunden, der Blutdruck stieg nur unbedeutend. Erst bei der dritten Einspritzung von 2 ccm Jodnatrium stieg der Blutdruck auf 108 mm, die Zahl der Herzschläge auf 24 in 10 Secunden, und ihre Excursionshöhe kehrte fast zur Norm zurück. Diese Wirkung hielt nur mehrere Secunden an. Schwache elektrische Reizung des Vagus vermochte, wie vor jeder Einspritzung, die Herzpulse zu verlangsamen; der Blutdruck sank aber nur bis auf 64 mm, statt, wie früher, auf 48 mm. Durchschneidung der beiden Vagi änderte nichts an der Schlagzahl, die constant 18—20 in 10 Secunden betrug; der Blutdruck erhöhte sich aber von 108 auf 140 mm. Während der Reizung der Depressores kehrte der Blutdruck von Neuem auf 108 mm zurück.

Nach wiederholter Einspritzung von 2 ccm Jodnatrium erhöhte sich die Zahl der Pulsschläge definitiv auf 28 in 10 Secunden. Die elektrische Reizung des Vagus auch mit starken Strömen (500 E. statt 100 E.) vermochte diese Zahl nicht zu vermindern; nur der Blutdruck sank um 16 mm. Dagegen war die Reizung eines Depressor noch ziemlich wirksam. In diesem Stadium der Jodnatriumwirkung vermochte die Einspritzung von 1 ccm Muscarinlösung (5 mg Muscarin) noch die Herzschläge zu verstärken ohne merkliche Verlangsamung und die Erregbarkeit des Vagi so weit zu erhöhen, dass Reizung derselben — gleichgültig, ob mit 500 E. — 1000 E. oder 5000 E. — die Pulse von 20 auf 10 in 10 Secunden herabsetzte.

Erst nach Einspritzung von 4 ccm Jodothyrim war es möglich, durch starke Vagusreizung die Zahl auf 6 in 10 Secunden zu reduciren; die Wirkung der Depressorreizung wurde fast um das Doppelte erhöht. Der Versuch dauerte im Ganzen mehr als 2 Stunden. Im Ganzen

wurden dem Thier eingespritzt: 13 mg Muscarin, 6 g Jodnatrium und 4 ccm Jodothylin (= 3,6 mg Jod). Im Beginne des Versuchs hatte es 36 Pulsschläge und 7 Athmungen in 10 Secunden; der Blutdruck betrug 112 mm. Am Schlusse war die Zahl der Herzschläge 32, die der Athemzüge 5 in 10 Secunden, der Blutdruck 100 mm. (Die Vagi wurden inzwischen durchschnitten.) Die Excursionshöhe der Herzschläge war unverändert, die Athemschwankungen des Blutdruckes etwas abgeflacht. Nur etwa in der Mitte des Versuches war einen Augenblick der Blutdruck so tief gesunken, dass die Bauchhöhle während 30 Secunden massirt werden musste, um denselben wieder in die Höhe zu bringen.

Die aus diesem Versuche hervorzuhebenden Ergebnisse sind also folgende: Jodothylin und Muscarin wirken auf Zahl und Stärke der Herzschläge und auf die Höhe des Blutdruckes in gleichem Sinne. Beide Substanzen sind Antagonisten des Jodnatriums.

1. Jodothylin vermag daher die antagonistischen Wirkungen des Muscarins dem Jodnatrium gegenüber wesentlich zu unterstützen: nicht nur wird der Herzschlag verstärkt und verlangsamt, wenn dem Jodothylin zu Hülfe noch Muscarin eingeführt wird, sondern auch die wieder zurückkehrende Erregbarkeit der Vagi und Depressores wird wesentlich erhöht.

2. Die Einführung beträchtlicher Mengen aller dieser antagonistisch wirkenden Gifte scheint die Thätigkeit des Herzens und der Blutgefässe nicht zu beeinträchtigen: ihre Wirkungen können sich also vollständig aufheben.

3. Ausser der quantitativen Verschiedenheit in der Wirkungsweise des Jodothylin und des Muscarins ist noch ein qualitativer Unterschied hervorzuheben: Muscarin erregt in hohem Grade die Vagi und die Depressores — die bedeutenden Drucksenkungen, die es veranlasst, mögen vielleicht zum Theil auf die Erregung der letzteren geschoben werden —, während das Jodothylin hauptsächlich deren Erregbarkeit erhöht. Wenn in dem vorangegangenen Versuche nach mehrfachen Einspritzungen von Muscarin und Jodnatrium die Wirkungen der ersteren Substanz nur noch die Herzschläge zu verstärken, sie aber nicht mehr zu verlangsamen vermochten, genügte die Einspritzung von Jodothylin, um die Pulse sofort noch mehr zu verstärken und auch nicht unbedeutend zu verlangsamen: hier wirkte also das Muscarin erregend auf die Vagus-

enden, deren durch Jodnatrium herabgesetzte Erregbarkeit durch Jodothyria wieder zum Theil hergestellt worden ist. In dieser Beziehung, wie in mehreren andern, nähert sich die Wirkungsweise des Muscarins mehr derjenigen gewisser Extracte der Hypophyse¹⁾. Ich komme auf diese Analogien noch zurück. Zwischen den physio-

werden. Sodann ist seine lähmende Wirkung auf den Depressor viel beträchtlicher als die des Atropins, wenigstens in den Dosen dieses letzteren Giftes, welche beim Menschen angewendet werden können. Wir haben schon oben die Vermuthung ausgesprochen, dass die grosse Drucksenkung bei der Muscarinwirkung nicht von der Reizung der Herzvagi allein abhängig sei, sondern dass die gleichzeitige Erregung der Depressores mit im Spiele sei. In der nächsten Mittheilung werden wir noch weitere Belege für diese Wirkungsweise anführen. Die Darreichung des Jodnatriums, welches nicht nur die Erregbarkeit der Depressores bedeutend herabzusetzen (Barbèra), sondern auch die vasomotorischen Nerven in Erregung zu versetzen vermag, ist also bei Muscarinvergiftungen doppelt schätzbar. Es wirkt nicht nur dem toxischen Einflusse dieses mächtigen Giftes entgegen, sondern bewirkt durch Verengerung der kleinen Arterien eine Drucksteigerung im Herzen, macht also letzteres durch Blutzufuhr viel leistungsfähiger. Es ist bekannt, dass die Massage der Bauchhöhle oft dem Thier dazu verhilft, eine gefährliche Krise der Muscarinwirkung zu überwinden; in gleichem Sinne wirkt auch das Jodnatrium. In mehreren Fällen gelang es mir, durch intravenöse Einspritzung von 2 ccm einer 40 %igen Jodnatriumlösung das Herz von Neuem zum Schlagen zu bringen nach einem minutenlangen Stillstand (siehe in der nächsten Mittheilung den Versuch vom 24. Februar und die betreffende Curve 28). Schon der erste mächtige Herzschlag zeigt an, dass das Herz sich von Neuem mit Blut gefüllt hat, und mit jedem Schlage geht nun der Blutdruck immer mehr in die Höhe.

Sowohl für die Wirkungsweise des Muscarins, als auch für dessen Antagonismus mit Jodnatrium ist auch die folgende Curve, einem Versuche vom 15. Februar entnommen, in hohem Grade charakteristisch.

In diesem Versuche äusserte sich die Muscarinwirkung in der Weise, dass bei den ersten Einspritzungen dieses Giftes die Herzschläge zwar bedeutend zunahmen und verlangsamt wurden, der Blutdruck aber dabei, wenigstens im Beginne, eher ein wenig in die Höhe ging. Die nun folgenden starken und hohen Pulse erhielten den Mitteldruck fast auf der früheren Höhe. Wie man aus der Curve sieht, rief eine erneuerte Einspritzung von Jodnatrium gleichzeitig mit der Verkleinerung der beschleunigten Pulse auch eine ansehnliche Senkung des Blutdruckes hervor.

Es handelte sich um ein stark strumöses Kaninchen, mit fast unerregbaren Depressores und erregten Vasoconstrictoren. Daher hat das Muscarin nur eine Verstärkung der verlangsamten Pulse, aber keine Drucksenkung aufkommen lassen. Erst als die Herzschläge unter dem Einfluss von Jodnatrium kleiner wurden, begann der Druck zu sinken.

Um ein vollständiges Bild zu erhalten von der Fähigkeit des Jodothyris, die regulatorischen Nervenapparate des Herzens gegen schädliche, toxische Substanzen zu schützen und dieselben immer functionsfähig zu bewahren, hielt ich es für angezeigt, zu prüfen, ob es sich auch dem Nicotin gegenüber als wirksam erweisen würde. Nach dem Atropin gilt bekanntlich das Nicotin als das am unfehlbarsten lähmende Gift des Herzvagus. Schmiedeberg will zwischen den Wirkungsweisen dieser beiden Herzgifte hauptsächlich nur einen Unterschied in ihren Angriffspunkten auf die Vagusenden im Herzen sehen. Während das Atropin auf die ganglionösen Endapparate des Vagus im Herzen wirkt, soll das Nicotin die Zwischenapparate lähmen, welche „den Zusammenhang des Endapparates mit den Vagusnerven vermitteln“¹⁾.

1) Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig. Jahrg. 1870 S. 44.

Curve 13. Zweite Einspritzung von 0,3 mg Muscarin bei a. Bei b zweite Einspritzung von Jodnatrium bei einem strumösen Kaninchen mit wenig erregbaren Depressores. Versuch vom 15. Februar.

Sollte es sich herausstellen, dass Jodothyridin im Stande ist, vasulähmende Einflüsse auch des Nicotins aufzuheben, so würde dies nur zwei Erklärungen zulassen: entweder wirkt das Jodothyridin auch erregbarkeitsherstellend auf diesen Zwischenapparat, oder Nicotin und Atropin wirken, entgegengesetzt der Ansicht Schmiedeberg's, auf denselben Endapparat des Vagus. Es würde in diesem letzteren Fall zwischen den Wirkungen des Atropins und denen des Nicotins auf's Herz noch der sehr bedeutende Unterschied bestehen bleiben, dass ersteres Gift sofort diesen Endapparat lähmt, während bei der Nicotinvergiftung der Lähmung ein längeres Stadium der Erregung der Vagusenden vorhergeht. Wie schon von früheren Beobachtern hervorgehoben wurde, erzeugt das Nicotin während dieses Erregungsstadiums ganz analoge Wirkungen wie das Muscarin. Bei Säugethieren ist diese Analogie noch viel frappanter als bei Fröschen. Wenn man nicht zu relativ sehr starken Dosen von Nicotin greift und häufig sogar, wenn man deren Einführung nicht mehrmals wiederholt, so gelingt es bei diesen Thieren gar nicht, eine Lähmung der Vagi hervorzurufen. Wenn man nur die Blutdruckcurven mit einander vergleicht, so erhält man nach intravenöser Einführung von Nicotin ganz das Bild einer Muscarin-

Curve 14. a Einspritzung von 0,3 mg Muscarin. b Ende der Einspritzung.

vergiftung: dieselbe Verlangsamung der Herzschläge mit beträchtlicher Zunahme ihrer Excursionshöhen und auch die gleiche Senkung des Blutdruckes. Beiliegende zwei Curven 14 u. 15 veranschaulichen diese Analogie.

Die Unterschiede in den Wirkungen dieser beiden Substanzen treten erst bei genauerer Verfolgung des ganzen Ganges der Veränderungen der Blutdruckcurve deutlich hervor.

So beobachtet man, dass bei der Muscarinvergiftung sowohl die Verlangsamung als die Verstärkung der Herzschläge während einer ziemlich langen Zeit nach der Einführung des Giftes allmählig zuzunehmen pflegt, um, wenn die Dosis stark genug war, mit dem Stillstand des Herzens bei sehr niedrigem Blutdrucke zu enden. Es geschieht also bei der Muscarinvergiftung, eine Art Summation der Reize der Vagusenden, wie ich sie bei thyreoidektomirten und auch bei mehreren strumösen Thieren bei elektrischer Reizung der Vagi beobachtet habe: Die Herzschläge verlangsamten sich zu-

Curve 15. α Einspritzung von 0,4 mg Nicotin.

erst, und der Stillstand tritt erst bei fortgesetzter Reizung auf¹⁾).

Das Gegentheil sieht man bei der Nicotinvergiftung: die grösste Verlangsamung mit 1—2" dauernden Stillständen fast gleich im Beginn der Vergiftung; dieselbe nimmt aber schnell ab, um später spurlos zu verschwinden. Erst bei Einführung von 2—4 mg dieses Giftes tritt bei einem Kaninchen von 1500—2000 g Gewicht ein Zustand der Vagi auf, bei welchem auch die intensivste Reizung derselben keinen Effect mehr zu erzeugen vermag. Bei schwacher Nicotinvergiftung dagegen ist der Effect der elektrischen Reizung der Vagusstämme viel ausgesprochener als während der Muscarinvergiftung. Die Discussion dieser auffallenden Erscheinungen wird später folgen. Hier soll nur constatirt werden, dass die Wirkung des Jodothyris sich auch dem Nicotin gegenüber als antagonistisch erweist, insofern, als im Moment, wo die Vagusenden durch starke Dosen von Nicotin mit elektrischen Reizen nicht mehr zu erregen sind, die Einführung von Jodothyrin deren Erregbarkeit momentan wieder herzustellen vermag. Wie wir oben gesehen haben, vermag dagegen das Jodothyrin die Wirkungen des Muscarins noch bedeutend zu unterstützen.

Ich führe hier als Beispiel dieses Antagonismus einen Versuch vom 15. März an, welcher gleichzeitig die verschiedenen Phasen der Nicotinvergiftung beim Kaninchen gut veranschaulicht.

Tabelle V.

Versuch 6	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Tracheotomie, keine Narkose	—	120	42	
Einspritzung von 0,3 mg Nicotin	—	76	24—18	Grosse Pulse
Nach 40 Secunden	—	154	44	Clonische Krämpfe, heftige
Reizung des linken Vagus .	100	84	0	Athembewegungen
Neue Einspritzung von 0,3 mg Nicotin	—	80	20	Pulse kleiner als früher
Reizung des Vagus	100	44	0	Nachwirkung wie in Versuch vom 18. Jan.
Einspritzung von 0,4 mg Nicotin	—	60	14—0—18	Sehr grosse Pulse, von 2—3 Secunden langen Stillständen unterbrochen

1) Beiträge etc. S. 191.

Tabelle V (Fortsetzung).

Versuch 6	Reizstärke E.	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Reizung des Vagus.	100	64—30	16—0	4 Sec. lange Latenzen
Einspritzung von 0,5 mg Nicotin	—	44—25	10—0—8	2 Secunden langer Stillstand. Sehr grosse Pulse
Durchschneidung des rechten Vagus	—	72	20	Pulse kleiner. Excursions- höhe 28 mm
Durchschneidung des linken Vagus	—	94	22	
Neue Einspritzung von 0,5 mg Nicotin	—	72	10	Sehr grosse Pulse. Pulsus bigemin. (?)
Nach 5 Minuten.	—	124	26	Normale Pulse
Durchschneidung des linken Depressor	—	130	26	
Reizung des linken Depressor	100	68	22	
Später	—	140	34	
Reizung des rechten Vagus.	100	30	0	Stillstand während 15 Sec.
Nach 40 Secunden.	—	150	34	
Einspritzung von 1 mg Nicotin	—	208	10	Clonische Krämpfe. Dys- pnoetische Athmung mit den Nasenflügeln, Blut auch in den Venen hell- roth
20 Secunden nach der Ein- spritzung	—	180	40	Pulse werden unregel- mässig
Reizung des Vagus	100	50	4—0	Sehr kleine Pulse
1 Minute später.	—	140	26	Dyspnoe dauert fort. Sym- ptome von Lungenödem
Einspritzung von 2 mg Nicotin	—	140	34	
Reizung des rechten Vagus.	300—1000	80	34	
Einspritzung von 2 ccm Jodo- thylin	—	—	—	
Reizung des Vagus	1000	77	28	Dyspnoe dauert fort
Einspritzung von 2 ccm Jodo- thylin	—	68	—	Pulse sehr klein, unzahlbar
Reizung des rechten Vagus.	300	58	14	Pulse werden grösser
1 Minute später.	—	100	32	
Reizung des rechten Vagus.	100	77	12	Grosse Vaguspulse
Einspritzung von 2 mg Ni- cotin	—	170	26	Pulse sehr klein
Reizung des rechten Vagus.	1000	130	26	
Einspritzung von 2 ccm Jodo- thylin	—	88	26	Pulse voller. Athem- schwankungen deutlich
Reizung des rechten Vagus.	1000	72	16	Grosse Vaguspulse
1 Minute später.	—	110	32	
Reizung des rechten Vagus.	1000	80	12	

Wie man sieht, riefen die ersten Einspritzungen von kleinen Dosen Nicotin nur sehr vorübergehende Effecte hervor, was die Blutdruckcurve betrifft. Diese Effecte bestanden in einer beträchtlichen Vergrösserung und Verlangsamung der Herzschläge mit grosser Druck-

senkung. Die Drucksteigerungen, welche mehrmals sofort nach Beendigung der Einspritzung auftraten, sind nur Folgen der clonischen Krämpfe und fibrillären Zuckungen, welche, wie schon v. Anrep gezeigt hat, Folgen der Nicotinvergiftung sind¹⁾. Von den anderen incidenten Folgen dieser Vergiftung, deren Natur ausserhalb des nächsten Zweckes meiner Untersuchung lag, und daher nicht weiter verfolgt wurde, will ich hier nur die heftigen dyspnoetischen Athembewegungen, das Lungenödem und die sehr auffallende, scharlachrothe Färbung des Blutes auch in den Venen hervorheben, welche im Beginne der Dyspnoe sehr ausgesprochen war und später beim Auftreten von Lungenödem (mit sehr schaumiger, roth gefärbter und mit Luftblasen gefüllter Flüssigkeit, die aus der Trachealcantile herausfloss) einer heftigen Cyanose Platz machte.

Während der Einspritzung kleiner Nicotindosen waren der Vagus und der Depressor in hohem Grade erregbar. Die Erregbarkeit des Vagus stieg sogar mit den neuen Reizungen sehr beträchtlich, wie die beiden Curven 16 und 17 am besten zeigen.

Die Stärke der Reizungen war in beiden Fällen die gleiche; nur ist Curve 16 nach der ersten und Curve 17 nach der vierten Einspritzung ausgeführt. Hier manifestirt sich ein gewisser Unterschied in den Erregungsweisen der Vagusenden durch Mus-

Curve 16. *a* Beginn der Vagusreizung nach der ersten Einspritzung von Nicotin.
b Ende der Reizung. Versuch 6.

1) Archiv für Physiologie von Du Bois-Reymond. Supplementband 1879.

Curve 17. a Beginn der Vagusreizung nach d.r vierten Einspritzung von Nicotin. b Ende der Reizung. Versuch 6.

carin und Nicotin: bei der Muscarinvergiftung, wenn elektrische Reizung des Vagusstammes noch Erfolg erzielt, so besteht der-

selbe nur in einer Verstärkung der schon bestehenden Verlangsamung, wobei gewöhnlich auch die Excursionshöhe der Manometerschwankungen zunimmt (siehe z. B. die schöne Curve 18 des Versuchs vom 15. Februar).

Bei der Nicotinvergiftung dagegen erzielt die Reizung der Vagusenden, solange sie überhaupt noch erregbar sind, anhaltende Stillstände. Die lähmende Wirkung des Nicotins tritt dann plötzlich bei Einführung grösserer Dosen von Nicotin auf¹⁾. Sie ist, wie die Erfolge dieses Versuches zeigen, auch ebenso schnell durch intravenöse Injection von Jodothyryrin aufzuheben; wobei wir wieder mit der analogen Erscheinung wie bei der Aufhebung der Atropinwirkung zu thun haben, dass nämlich die Erregbarkeit der Vagusenden nur insofern hergestellt wurde, dass elektrische Reizung des Vagusstammes mehr oder minder beträchtliche Verlangsamungen, aber keinen Stillstand zu erzeugen vermag. Die Intensität der Verlangsamung steht wiederum in keiner Beziehung zur Stärke des elektrischen Reizes, sondern wird nur durch die Menge des eingeführten Jodothyryrins beeinflusst.

Es geht aus diesem, wie aus anderen analogen Versuchen ohne Weiteres hervor, dass der Antagonismus zwischen Jodothyryrin und

1) Eine vergleichende Untersuchung der gleichzeitigen Einwirkungen von Atropin und Nicotin, Muscarin und Atropin u. s. w. bei Säugethieren wäre gewiss eine sehr lohnende Aufgabe; eine solche würde aber den Rahmen meiner physiologischen Aufgabe überschritten haben.

Nicotin sich nicht in präventiver Weise zu äussern vermag: keine dieser Substanzen vermag den Eintritt der Wirkungen ihres Antagonisten zu verhindern. Auch in dieser Beziehung also ist das Verhältniss zwischen diesen beiden Substanzen ganz analog demjenigen zwischen Jodothyrim und Atropin.

Meine früheren Untersuchungen haben dargethan, dass Jodothyrim im Stande ist, die durch strumöse Erkrankungen, Thyreoidektomie, sowie durch Jodnatrium erzeugten lähmenden Einflüsse auf die Herzvagi und Depressores aufzuheben, auch wenn diese Einflüsse bis zur vollständigen Vernichtung der Erregbarkeit dieser Nerven geschritten ist. Das Hauptergebniss dieser neuen Versuche besteht nun darin, dass Jodothyrim ebenfalls im Stande ist, auch die lähmenden Wirkungen solcher absoluter Vagusgifte, wie Atropin und Nicotin, momentan aufzuheben.

Ich überlasse weiteren Untersuchungen die Prüfung, ob das Jodothyrim auch anderen Vagusgiften gegenüber dieselben mächtigen Wirkungen wird äussern können. Für mich unterliegt dies kaum einem Zweifel.

Das Jodothyrim ist also eines der wichtigsten im Organismus entstehenden physiologischen Herzgifte, dazu bestimmt, die Erregbarkeit der regulatorischen Herznervenapparate auf normaler Höhe constant zu erhalten und sowohl die inneren als die äusseren schädlichen, toxischen Einwirkungen auf diese Apparate zu beseitigen und zu bekämpfen.

An der Hand dieses Ergebnisses ist eine von Kronecker schon früher gemachte Beobachtung über die Atropinwirkungen auf die Herzvagi der Berner Kaninchen von grossem Interesse. Eine früher in Berlin unter Kronecker's Leitung ausgeführte Untersuchung von Dr. Gnauck¹⁾ hat festgestellt, dass die lähmenden Wirkungen des Atropins auf die Herzvagi etwa 20 Minuten nach der Einführung dieses Giftes sich abzuschwächen beginnen, um meistens nach 30 Minuten zu verschwinden. Bei den Berner Kaninchen sah Kronecker dagegen die Lähmung der Vagi Stunden lang, ja mehrmals einen ganzen Tag fortbestehen.

1) Archiv für Physiologie von du Bois-Reymond. 1881.

Seitdem ich gefunden habe, dass bei den Berner Thieren, die fast ausnahmslos an strumösen Krankheiten leiden, die Erregbarkeit der Herzvagi meistens stark herabgesetzt ist, zuweilen bis zur vollständigen Lähmung, konnte ihr eigenthümliches Verhalten dem Atropin gegenüber theilweise durch diese verringerte Leistungsfähigkeit gedeutet werden. Erst die Feststellung des Antagonismus zwischen Jodothyrim und Atropin gestattete volles Licht auf den ursächlichen Zusammenhang zwischen den strumösen Erkrankungen und der gesteigerten Empfindlichkeit der von denselben belasteten Thieren¹⁾ gegen das Atropin zu werfen: Wenn die einmal durch dieses Gift gelähmten Vagi sich nur schwer oder gar nicht mehr erholen, so ist der Grund davon dem Mangel an Jodothyrim zuzuschreiben, wie auch schon die bei strumösen Thieren constatirte verminderte Leistungsfähigkeit der Herzvagi von mir auf den gleichen Mangel zurückgeführt worden ist. Dieser Mangel an Jodothyrim ist höchstwahrscheinlich in doppelter Weise für die kropfigen Individuen verhängnissvoll: diese vermissen den normalen Regulator und Beschützer der Erregbarkeit ihrer Herznerven und sind ausserdem noch den toxischen Wirkungen des nicht mehr zur Jodothyrimbildung verwendeten Jods ausgesetzt. Sie wären also schutzlosen schädigenden Einflüssen auf ihr regulatorisches Herznervensystem ausgesetzt, wenn nicht die anderen im Organismus gebildeten physiologischen Herzgifte den Mangel an Jodothyrim wenigstens theilweise compensiren könnten. Die wirksamen Substanzen der Hypophyse gehören in erster Linie zu solchen Giften.

1) Seit der Veröffentlichung meiner vorläufigen Mittheilung über den Antagonismus zwischen Jodothyrim und Atropin (dieses Archiv Bd. 70) machte mich der Berner Ophthalmologe Professor Pflüger, darauf aufmerksam, dass ihm schon lange die eigenthümliche Empfindlichkeit der Berner Patienten gegen Atropin aufgefallen ist.

Beiträge zur Lehre von der Blutbewegung in den Venen.

III. Mittheilung.

Ueber Wechselbeziehungen zwischen den Druckverhältnissen in
den Arterien und Venen des grossen Kreislaufes.

Von

Philipp Knoll.

(Hierzu Tafel I, II und III.)

Das Verhalten der verschiedenen Gebiete des Gefässsystems bei dyspnoischer, anämischer und reflectorischer Erregung des Vasomotorencentrums in der Medulla oblongata, also unter Verhältnissen, wie sie bei pathologischen Zuständen vorkommen, hat mich wiederholt beschäftigt, seitdem mir der Nachweis gelungen, dass die Arterien des centralen Nervensystems sich unter den angegebenen Bedingungen nicht verengern¹⁾. Die Frage nach der Innervation der Arterien des centralen Nervensystems überhaupt musste ich freilich damals offen lassen und muss dies auch heute noch thun, trotz der Untersuchungen Spina's²⁾, denen wohl von vornherein kaum ein erfahrener Experimentator Beweiskraft zuerkannt haben dürfte. In einer späteren Mittheilung sieht sich denn auch Spina genöthigt, zuzugeben, „dass die Lichtung der Hirngefässe in erster Reihe von dem jeweiligen Blutdruck beherrscht wird“ (², S. 264), was schon aus meiner eingangs erwähnten Mittheilung hervorgegangen war. Wohl macht er den Versuch, wenigstens die Annahme aufrecht zu erhalten, „dass die Vasoconstrictoren des Gehirns nur bei Hyperämie desselben in Action treten, so dass den Gefässen desselben für gewöhnlich die Möglichkeit gegeben ist, ihr Lumen mechanisch dem eben herrschenden Drucke anzupassen,“ und begründet dies damit, dass er den bei Durchschneidung des Halsmarkes beobachteten Gehirnprolaps, auf den er seine Lehre von

einer tonisch constrictorischen Innervation der Hirngefäße aufbaute, trotz Eintrittes intensiver Röthung des Gehirns vermisst, wenn er das Halsmark, statt es zu durchschneiden, mit dem Paquelin durchbrennt (³, S. 265). Allein er übersieht dabei, dass auf diese Weise die starken Blutungen und die Bildung massiger Blutgerinnsel vermieden werden können, die allein schon eine Hervordrängung der Gehirnssubstanz aus der Schädelkapsel zu bedingen vermögen, worauf ich schon vor Jahren aufmerksam machte (⁴, S. 171), und worin Spina jetzt selbst die Hauptursache für den Gehirnprolaps bei seinen Versuchen erkennt.

Auch an den Lungenarterien vermochte ich unter den eingangs erwähnten Bedingungen eine Verengerung nicht nachzuweisen, habe aber auch hier die Frage nach deren Innervation überhaupt offen gelassen, da die kurz vorher erschienene vorläufige Mittheilung von Bradford und Dean über vasoconstrictorische Fasern für die Lungengefäße, welche das Rückenmark mit den vorderen Wurzeln der oberen Dorsalnerven verlassen, keine Sicherheit darüber gab, ob wesentliche Fehlerquellen, nämlich Aenderungen in der Frequenz des Herzschlages oder in dem auf die Thätigkeit des linken Vorhofes rückwirkenden Aortendruck bei den betreffenden Versuchen vermieden waren (⁵, S. 10—12).

Aus einer fünf Jahre später erschienenen eingehenden Darstellung der betreffenden Autoren⁶) ist nun wohl ersichtlich, dass auch ohne Aenderung der Pulsfrequenz oder Steigerung des Aortendruckes durch Reizung der vorderen Wurzeln der oberen Dorsalnerven bei Hunden eine geringe Steigerung des Druckes in der Arteria pulmonalis zu erzielen ist, und man wird darum denselben beipflichten müssen, dass ein „wenig entwickelter vasomotorischer Apparat für den Lungenkreislauf“ bei Hunden besteht, dessen Wirkungen unvergleichlich geringer sind als jenes des grossen Kreislaufs und nur einen kleinen Einfluss auf den letzteren ausüben (⁶, S. 92). Nicht überzeugend aber finde ich diejenigen ihrer Versuche, durch welche sie darthun wollen, dass dieser Apparat auf reflectorischem Wege oder durch Asphyxie in Thätigkeit versetzt wird, weil, was hier im Einzelnen darzulegen zu weit führen würde, weder die obgenannten beiden Fehlerquellen, noch der mechanische Effect des Aussetzens der künstlichen Ventilation, sowie die je nach dem Zustand des Versuchstieres an den einzelnen Abtheilungen des Herzens sich verschiedenzeitig äussernde Einwirkung der

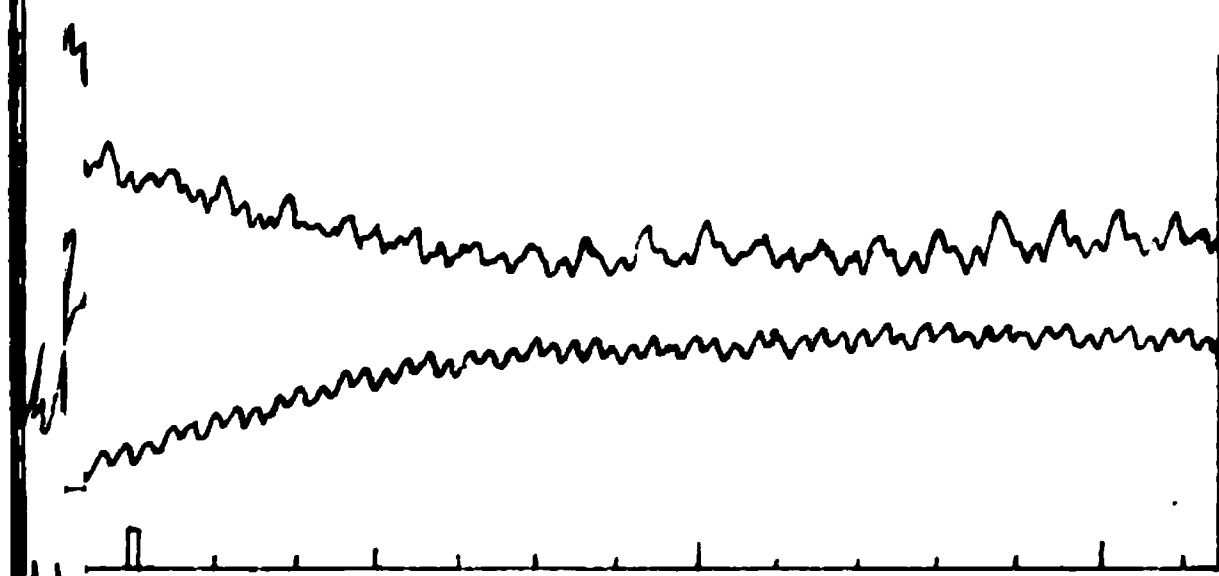
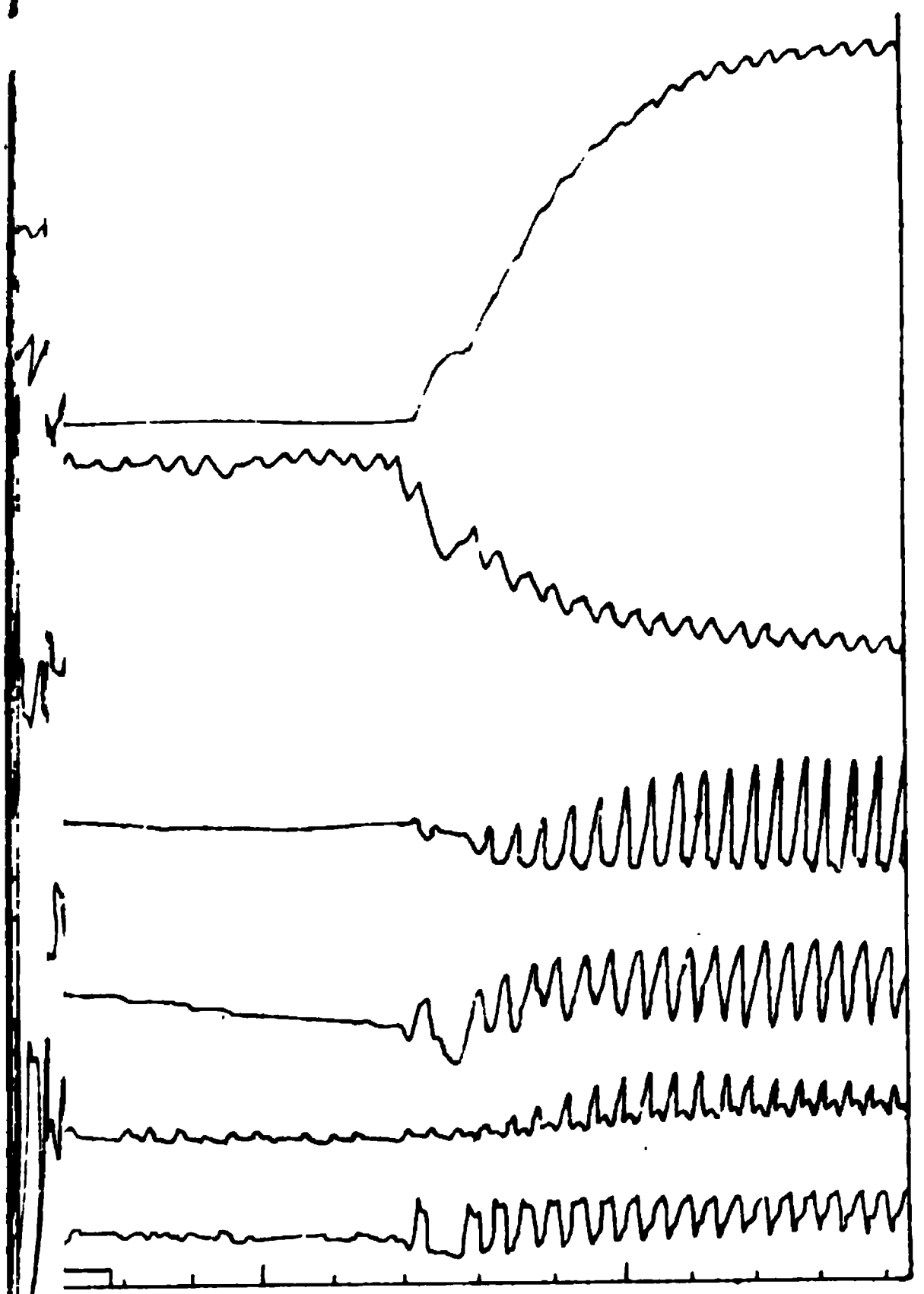
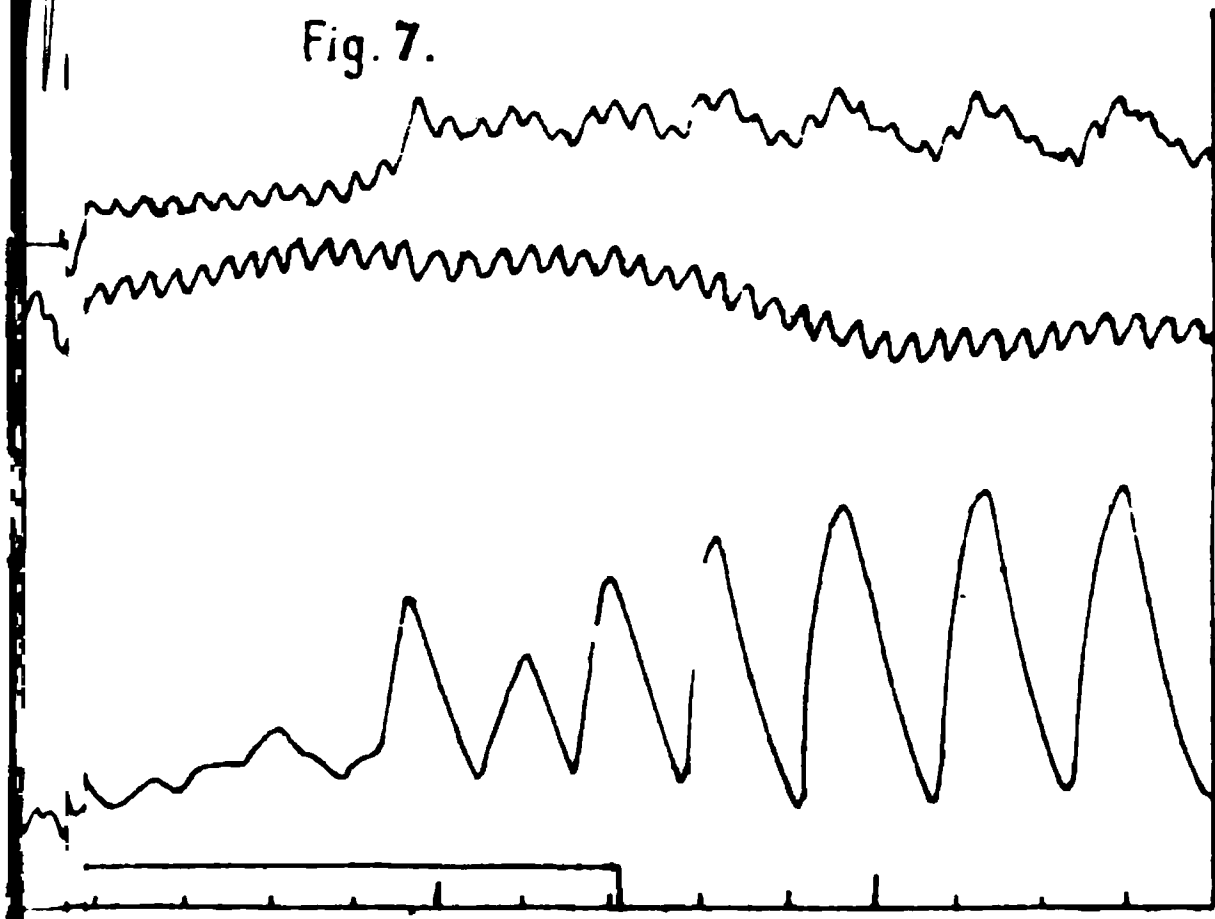


Fig. 7.



Asphyxie auf das Herz (⁷, S. 597) bei der Schlussfolgerung aus den Versuchen ausreichend berücksichtigt erscheint.

Auch die anscheinend ebenfalls an Hunden durchgeführten Versuche von François-Franck⁸), der gleichzeitig den Druck in der Aorta, der Arteria pulmonalis und dem linken Vorhof, sowie die Volumänderung der Lungen verzeichnete, erscheinen mir nicht beweiskräftig. Derselbe zog aus dem Umstande, dass bei sensibler Reizung zunächst Steigerung des Druckes im linken Vorhof, der Aorta und der Arteria pulmonalis, dann aber Sinken desselben im Vorhof und der Aorta eintritt, während der Druck in der Pulmonalis noch hoch bleibt, den Schluss, dass die Steigerung des Druckes in der Pulmonalis nicht durch Behinderung des Blutabflusses aus diesem Gefässe in Folge der Steigerung des Vorhofsdruckes, sondern durch Reflex auf die Vasomotoren der Pulmonalis und Contraction derselben bedingt sei, welch' letztere eben zur Erniedrigung des Vorhofsdruckes führt. Allein, abgesehen davon, dass diese, wie François-Franck selbst berichtet, unter den angegebenen Umständen oft fehlt, und dass sie, wenn sie vorhanden ist, erst eintritt, nachdem der Druck in der Arteria pulmonalis bereits erheblich angestiegen ist (⁸, S. 184, 185, Fig. 1 und 2), und dass sie sich aus dem Sinken des Aortendruckes erklärt, steht, was François-Franck übrigens selbst hervorhebt, mit dieser Annahme in Widerspruch, dass die Drucksteigerung in der Arteria pulmonalis von einer Volumzunahme der Lungen begleitet ist. Wohl sucht er dies dadurch zu erklären, dass in den Lungen-Oncographen auch die in Folge der Contraction der kleinen Zweige der Lungenarterien stark gefüllten grossen Stämme derselben mit eingeschlossen sind (⁸, S. 186). Allein dies könnte doch höchstens ein Gleichbleiben des Lungenvolumens unter diesen Umständen erklären, nicht aber eine Zunahme desselben. So scheint mir also die Behauptung, dass bei Hunden die dyspnoische oder reflectorische Erregung des Vasomotoren-Centrums zu einer Reizung der Vasoconstrictoren der Lungenarterien führt, mindestens noch einer eingehenden Nachprüfung bedürftig, um so mehr, als einerseits Zweckmässigkeitsgründe gegen einen solchen Vorgang sprechen, wie ich schon früher (⁵, S. 7) hervorgehoben, andererseits auch weder in den von Bradford und Dean, noch in den von François-Franck angestellten Versuchen bei reflectorischer Reizung des Vasomotoren-Centrums Zeichen von Dyspnoe sich einstellten, wie sie selbst bei ausgiebiger künst-

licher Ventilation zu erwarten wären, wenn eine erheblichere Verengung der kleinen Lungenarterien stattfände. Für das Kaninchen aber glaube ich durch meine Versuche, die, wie es scheint, François-Franck ganz unbekannt geblieben sind, einwandfrei nachgewiesen zu haben, dass bei demselben weder Zeichen einer reflectorischen oder dyspnoischen, noch solche einer anämischen Reizung der Vasoconstrictoren der Lungenarterien zu finden sind.

Als ich nun vor drei Jahren mich mit der graphischen Beobachtung der Blutbewegung in dem Venensystem des grossen Kreislaufs zu beschäftigen begann, tauchte begreiflicher Weise alsbald der Gedanke bei mir auf, festzustellen, ob und welche Veränderungen des Druckes in den grossen Venenstämmen bei reflectorischer, dyspnoischer und anämischer Reizung des Vasomotoren-Centrums in der Oblongata stattfinden. Bot diese Frage doch ein doppeltes Interesse. Zunächst musste die Beantwortung derselben weiteres Material für oder gegen eine unter diesen Umständen stattfindende Reizung der Constrictoren der Lungengefässe liefern, da im ersteren Falle im Zusammenhang mit der Behinderung des Abflusses des Blutes aus dem rechten Ventrikel eine Anstauung desselben im rechten Vorhof und eine Erhöhung des Druckes in den grossen Venenstämmen zu erwarten war. Andererseits müsste aber wieder die Verengung der sämtlichen oder wenigstens der Hauptmasse der kleinen Venen des grossen Kreislaufes ein Hinderniss für den Blutzufluss zum rechten Herzen schaffen, das, wenn die Lichtung der kleinen Lungenarterien unverändert bliebe, sich in einem Sinken des Druckes in den grossen Venenstämmen ausdrücken müsste. Es liegt aber auf der Hand, dass eine solche Behinderung der Blutabfuhr aus den Capillaren und zum rechten Herzen bei reflectorisch, dyspnoisch oder durch Hirnanämie ausgelöster Constriction der kleinen Unterleibsarterien eine äusserst unzweckmässige Einrichtung wäre, welche die in Verstärkung der Herzthätigkeit, Steigerung des Druckes in den grossen Arterien und dadurch bedingter Erhöhung des Stromgefälles und Beschleunigung des Blutstromes in den nicht verengten Gebieten des Arteriensystems des grossen Kreislaufes bestehenden compensatorischen Vorgänge hinsichtlich der Aufrechterhaltung einer entsprechenden Blutzufuhr zum rechten und linken Herzen ganz oder wenigstens grösstentheils wirkungslos machen müssten. Träte hierzu, als Hinderniss für die Zufuhr des Blutes vom rechten zum linken Herzen noch eine Ver-

engerung der kleinen Lungenarterien, so wäre ein sufficienter Kreislauf des Blutes wohl überhaupt nicht zu erwarten, während der behinderte Abfluss des Blutes aus den Capillaren des grossen, und die behinderte Blutzufuhr zu den Capillaren des kleinen Kreislaufes eine rapid sich entwickelnde dyspnoische Beschaffenheit des Blutes bedingen müsste.

Es wird danach begreiflich erscheinen, dass ich an die Versuche über die dargelegte Frage in der Erwartung schritt, eine negative Antwort zu erhalten.

Immerhin aber musste die Frage mit Rücksicht auf vorliegende Angaben einer experimentellen Prüfung unterzogen werden. In erster Reihe ist hier eine, mir nicht im Original, zugängliche Angabe von Cavazzani und Manca zu erwähnen, dass bei Hunden, bei denen die Leber nach Verschluss der Aorta von der Pfortader aus künstlich mit Kochsalzlösung durchströmt wurde, „die Constriction (der Pfortader) durch Erstickung leicht nachzuweisen ist“. (Jahresbericht über die Fortschritte der Physiologie, herausgegeben von L. Hermann. Bonn 1895. S. 67).

Annähernd gleichzeitig veröffentlichten Bayliss und Starling Untersuchungen über Venendruck und dessen Beziehungen zum Capillardruck, welche sich unter Anderem auch auf die Wirkungen der durch die Eröffnung beider Pleurahöhlen am anästhesirten, nicht curarisirten Thiere erzeugten Asphyxie auf den Druck in der Vena portae und der Cava inferior, letzterer gemessen in der Vena femoralis, erstreckten. Sie berichten, nach Ablesungen an den Manometern, dass während der dyspnoischen Steigerung des Arteriendruckes, stärker aber noch während des Sinkens desselben eine Erhöhung des Druckes in beiden Venen stattfindet. Wie wenig aber ihre an spontan, unter der Einwirkung der Dyspnoe krampfhaft athmenden Thieren angestellten Versuche geeignet sind, eine dyspnoische Erregung der Constrictoren der Pfortaderverzweigungen zu beweisen, geht zur Genüge daraus hervor, dass sie selbst eine nach Durchschneidung des Rückenmarkes bei Erstickung, bei Ausfall der Aortendrucksteigerung beobachtete Drucksteigerung in der Pfortader als „wahrscheinlich durch die verstärkten Zwerchfellsbewegungen bedingt“ erklären. Es bezeichneten denn auch später Hill und Barnard (¹⁰, S. 348), die den Druck in der Vena cava superior verzeichneten, die von Bayliss und Starling bei Asphyxie beobachtete Steigerung des Venendruckes als durch Bewegungen,

namentlich der Bauchmuskeln bedingt; „beim curarisirten Thiere steigt der Druck in der Vena cava regelmässig und sicher nicht in dem Frühstadium der Vaso-Constriction, sondern wenn das Herz in Folge vermehrten peripheren Widerstandes seine Ausgabe nicht mehr aufrecht zu erhalten vermag.“ Aus ihrer Mittheilung ist aber nicht zu entnehmen, ob bei ihnen mittels eines Magnesia-Manometers erfolgenden Aufschreibungen des Druckes in der Vena cava superior Vorsorge gegen den Einfluss der Aspiration des Herzens auf den Manometer-Stand getroffen wurde.

Meine eigenen Versuche, die zum weitaus grössten Theil noch vor dem Erscheinen der Mittheilung von Hill und Barnard angestellt waren, wurden hauptsächlich an Kaninchen ausgeführt, weil ich bei diesem Thiere vor einer Interferenz einer Constriction der Lungenarterien sicher sein konnte, doch wurde auch, namentlich bei den Erstickungsversuchen, eine nicht unbeträchtliche Zahl von Hunden und Katzen verwendet. Die Thiere waren durchwegs curarisirt; die in Anwendung gezogenen graphischen Methoden waren die in meinen früheren Mittheilungen über die Blutbewegung in den Venen angegebenen; ein Einfluss der Herz- und Lungenaspiration auf die mittlere Höhe des Venendruckes war also ausgeschlossen. Der Aortendruck wurde von der linken Karotis, der Druck in der Vena cava superior von der rechten Vena jugularis externa aus verzeichnet.

I. Bei Dyspnoe sind keine Zeichen einer Reizung von Vasomotoren der Venen des grossen Kreislaufes zu finden.

Wird die künstliche Ventilation ausgesetzt und gleichzeitig die Lunge des Versuchsthieres mit der Atmosphäre in Verbindung gesetzt, so dass ein durch eine letzte Blasung etwa erzeugter positiver Druck in derselben sich sofort ausgleichen kann, so beobachtet man ein mehr oder weniger starkes Sinken des Venendruckes (Tafel I, Fig. 1, 2; Tafel II, Fig. 1, 3), das wohl aus dem Ausfall des positiven Druckes, unter dem die künstliche Athmung erfolgte, zu erklären sein dürfte. Hieran schliesst sich bei Thieren mit durchschnittenen Halsvagus ein ganz allmählig erfolgendes, geringes Ansteigen des Venendruckes, das oft schon lange, bevor es zur Drucksteigerung in der Arterie kommt, erkennbar ist (Tafel II Fig. 1, 2). Ziehen wir einerseits den letzteren Umstand, anderer-

seits aber das in Betracht, dass mit dem Aussetzen der künstlichen Ventilation ein wesentliches Hilfsmittel für die Förderung des Abflusses des Venenblutes zum rechten Herzen, das vorher eingetretene beträchtliche Erhöhungen des Venendruckes rasch zu beseitigen vermag (Tafel I Fig. 1; Tafel III Fig. 2, jeweilig bei der zweiten Marke), in Wegfall kommt, so liegt es wohl am nächsten, in diesem letzteren Umstände die Ursache für dieses allmählig erfolgende geringe Steigen des Venendruckes zu suchen.

An diese sanfte Steigung schliesst sich dann, mehr oder weniger scharf von derselben sich absetzend, eine jähere Erhebung der Curvenreihe, die oft noch während der fortschreitenden Drucksteigerung in der Karotis anhebt (Tafel II Fig. 1, 2), spätestens sich aber zu der Zeit einstellt, wo der Karotisdruk zu sinken anfängt (Tafel I Fig. 1; Tafel II Fig. 6). Gleichzeitige Verzeichnung der Zusammenziehungen der vier Herzabtheilungen lehrt, dass in dem ersteren Falle die jähe Drucksteigerung in der Vene zusammenfällt mit einer rapid zunehmenden Abschwächung der Thätigkeit des rechten Vorhofes durch die Erstickung, während das linke Herz, namentlich der linke Vorhof, noch weniger geschädigt erscheint, im zweiten Falle aber mit einer starken Abnahme der Contractionen des linken Herzens, namentlich des linken Vorhofes, während das rechte Herz noch weniger geschädigt erscheint. Im ersten Falle können wir also die jähe Steigerung des Venendruckes unmittelbar aus der veränderten Herzthätigkeit erklären, im zweiten wenigstens mittelbar aus der Rückwirkung derselben auf den Druck im Lungenkreislaufe und folgeweise im rechten Herzen. Anhaltspunkte für eine Wirkung von Vasomotoren der Lungenarterien finden sich im Verlaufe eines Erstickungsversuches bei Kaninchen, Katzen und Hunden, deren Vagi durchschnitten sind, ebenso wenig, wie solche einer Erregung von Vasomotoren der Venen des grossen Kreislaufes. Bei Thieren mit erhaltenen Vagis laufen die Erscheinungen nur insofern etwas anders ab, als frühzeitig, mit Eintritt der durch dyspnoische Reizung der Hemmungsfasern des Herzens bedingten Herabsetzung der Schlagfolge desselben, aus Gründen, die ich an anderer Stelle erörtert habe (¹¹, S. 333), eine jäh sich vollziehende bedeutende Steigerung des Venendruckes eintritt (Tafel II Fig. 3).

II. Weder bei anämischer, noch bei reflectorischer Reizung des Vasomotoren-Centrums in der Oblongata finden sich Zeichen einer Reizung von Vasomotoren der Venen des grossen Kreislaufes.

Die Versuche, über welche ich in diesem Capitel zu berichten habe, wurden ausschliesslich an vollständig curarisirten, ausreichend künstlich ventilirten Kaninchen ausgeführt, um die Einwirkung von Muskelbewegungen, sowie jene von Dyspnoe auf das Herz hintanzuhalten. Die jähen und höchst beträchtlichen Steigerungen des Druckes in der Karotis, die man durch zeitweiligen Verschluss der Gehirnarterien oder durch Reizung der Trigeminus-Enden in der Nase hervorrufen kann, verlaufen im Allgemeinen ohne deutliche Veränderung im Druck in der Vena jugularis. Wohl finden sich häufig Ausnahmen von dieser Regel, doch sind deren Ursachen unschwer aufzufinden. Zunächst können Veränderungen in der Herzthätigkeit, die während der genannten Eingriffe auftreten, zu einer Steigerung des Venendruckes führen. So Verminderung der Schlagzahl des Herzens bei Reizung der Trigeminus-Enden in der Nase, wie dies auf Fig. 6, Taf. I ersichtlich ist, wo zu Beginn der reflectorischen Drucksteigerung in der Karotis, im Zusammenhang mit einer Abnahme der Pulsfrequenz der Druck in der Vene ansteigt, aber mit der Wiederkehr der ursprünglichen Pulszahl wieder auf sein früheres Niveau absinkt, während der Karotisdruk noch eine recht erhebliche weitere Steigerung erfährt. So ferner das bei erheblicher Steigerung des intracardialen Druckes so gewöhnliche Eintreten von Unregelmässigkeiten des Herzschlages, wie dies auf Fig. 1 Tafel III zu Tage tritt, wo, abgesehen von einer flüchtigen, mechanisch bedingten Veränderung, während einer colossalen, zum Theil sehr jäh sich vollziehenden Steigerung des Aortendruckes der Venendruck gleich bleibt, bis zum Eintreten von Unregelmässigkeiten, während welcher, wohl in Folge der durch dieselben signalisirten Abnahme der Leistungsfähigkeit des Herzens, der Druck sowohl in den Lungenarterien, wie ich früher nachgewiesen habe (⁶, S. 19—22), als in den Venen des grossen Kreislaufes ansteigt. Unter Umständen treten diese Unregelmässigkeiten ein, wenn die Blutzufuhr zum Gehirn wieder frei gegeben wurde, und so finden wir dann die scheinbar paradoxe Erscheinung, dass der Venendruck, der während einer gewaltigen Steigerung des Aortendruckes keine erhebliche Veränderung erfahren hatte, beim jähen Absinken des letzteren, nach einer

flüchtigen Senkung, von deren Ursache später noch die Rede sein wird, eine sehr beträchtliche Erhöhung erfährt (Tafel III Fig. 4).

Aber auch mechanische Momente können, wie ich früher schon erwähnte, bei den fraglichen Eingriffen eine Veränderung im Venendruck hervorbringen. Zunächst ist in dieser Richtung darauf zu verweisen, dass es beim Verschluss der Hirnarterien durch Klemmpincetten, und vollends gar bei Verschluss derselben durch Heben von um dieselben gelegten Fadenschlingen, sehr leicht zur Zerrung am Herzen und den grossen Gefässstämmen, und im Zusammenhang damit zu einer rasch vorübergehenden, meist sehr jähen Steigerung des Venendruckes kommt (Tafel II Fig. 5; Tafel III Fig. 1, 4, jeweils bei der ersten Marke; Tafel III Fig. 5, bei der zweiten Marke).

Dann aber kann das mächtige Anschwellen der Aorta ascendens, welches man beim Eintreten von Hindernissen für den Abfluss des Blutes aus dem Aorten-Gebiete zu beobachten vermag, worauf ich früher schon verwies (¹², S. 300), zu einem Druck auf den rechten Vorhof und auf die Vena cava superior und folgeweise zu einer Steigerung des Venendruckes führen. Auf diese Weise ist es z. B. zu erklären, dass, trotz dem dadurch geschaffenen beträchtlichen Hinderniss für den Blutzufluss zum rechten Herzen, bei Verschluss der Aorta jenseits der, wie die mit dem Manometer verbundene Karotis sinistra, dauernd verschlossenen Arteria subclavia sinistra, der Venendruck jäh und beträchtlich ansteigt, und dass diese Drucksteigerung einen weiteren erheblichen Zuwachs erfährt, wenn noch der gemeinschaftliche Stamm der rechten Karotis und Subclavia verlegt, die Blutabfuhr aus dem linken Herzen also auf die Arteriae coronariae eingeschränkt wird (Tafel III Fig. 5). Wird dann durch Lüftung der Aorta (ebenda bei der dritten Marke) und der Hirnarterien (ebenda bei der vierten Marke) die Blutabfuhr aus dem linken und die Zufuhr zum rechten Herzen wieder ganz frei gegeben, so sehen wir trotzdem, in Folge der Beseitigung des durch die überfüllte Aorta auf den rechten Vorhof und die obere Hohlvene ausgeübten Druckes, der auch die bei Lüftung der Hirngefässe auf Fig. 4 Tafel III verzeichnete Senkung des Venendruckes zuzuschreiben ist, den Druck in der Vena jugularis rasch wieder absinken.

Wird das eben angeführte Experiment bei einem Thiere vorgenommen, bei welchem durch vorgängige längere Anämisirung der Medulla der Tonus der arteriellen Vasoconstrictoren vernichtet und der Aortendruck auf den paralytischen Stand erniedrigt wurde, so

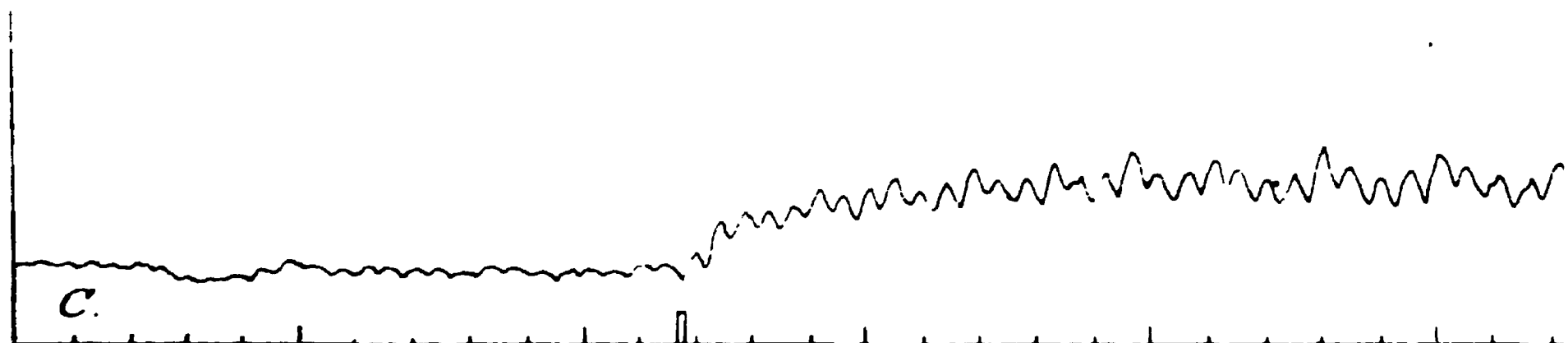
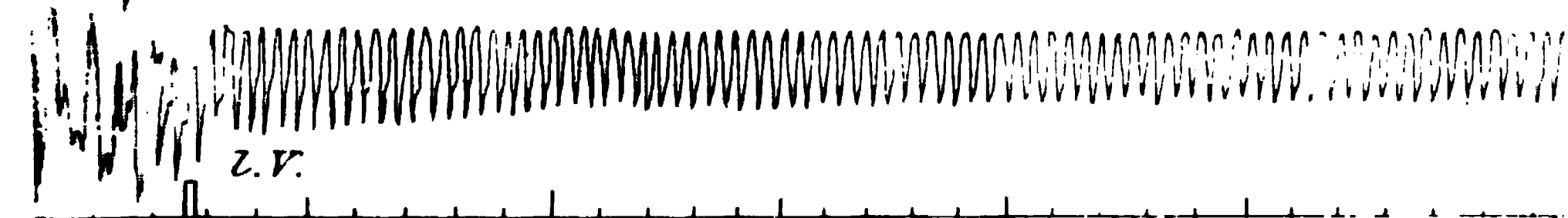
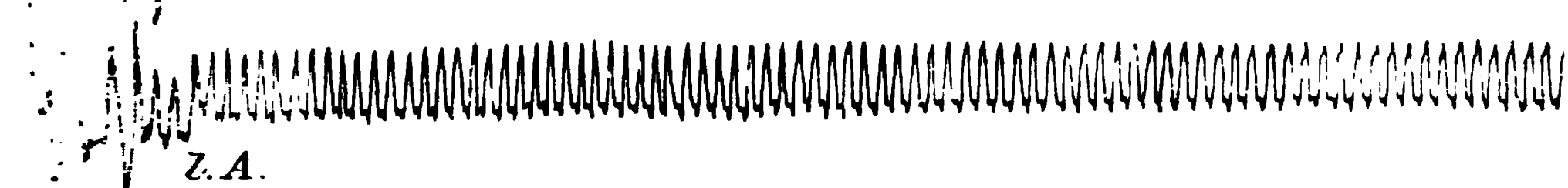
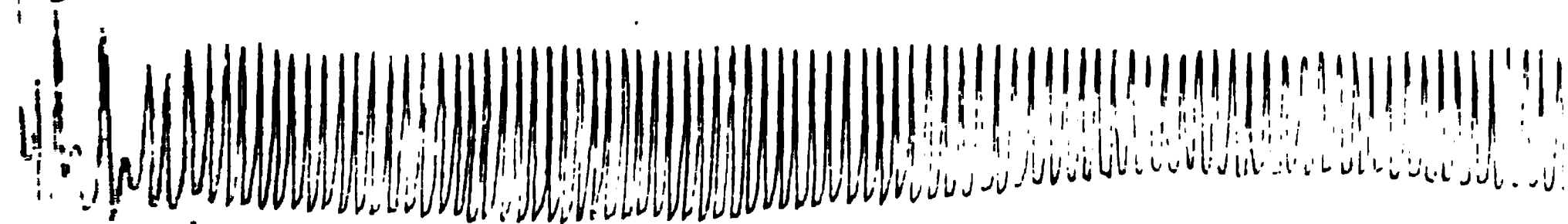
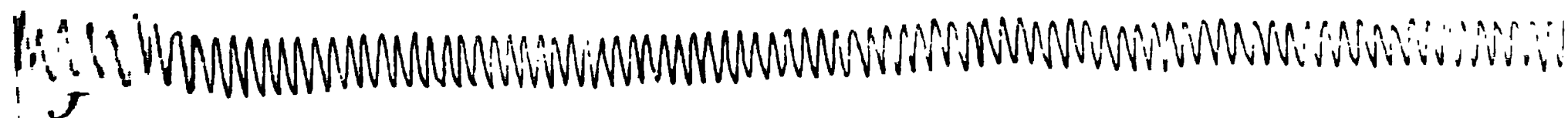
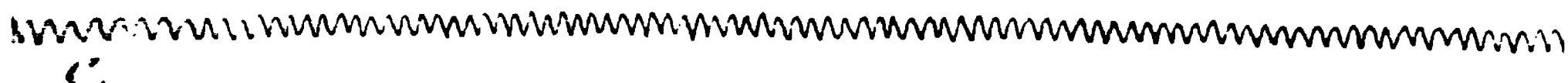
entwickelt sich die Drucksteigerung in der Aorta nur ganz allmählig und zwar hauptsächlich erst nach Verschluss der Hirnarterien, was wohl damit in Zusammenhang steht, dass die Kranzgefäße des Herzens erst allmählig reichlicher von Blut durchflossen werden und das Herz in Folge dessen nur nach und nach wieder an Energie gewinnt. Unter diesen Umständen nun, wo zwar eine sehr beträchtliche relative Steigerung des Aortendruckes zu Stande kommt, die absolute Höhe desselben aber, und im Zusammenhang damit die Füllung der Aorta keine aussergewöhnliche wird, erfährt der Venendruck sowohl während des Verschlusses als während der Lüftung der betreffenden Gefäße keine irgend erheblichen Veränderungen (Taf. III Fig. 5). So sehen wir also, dass unter der Einwirkung der anämischen oder reflectorischen Reizung des Vasomotorencentrums in der Oblongata höchst beträchtliche Veränderungen im Aortendrucke ablaufen können ohne irgend ein Zeichen von Vasomotorenwirkung auf die Venen des grossen Kreislaufes. Da andererseits aber die Einengung der Arteria pulmonalis sofort zu einer ziemlich raschen und sehr beträchtlichen Steigerung des Druckes in der Vena jugularis führt (Taf. 3 Fig. 6), so kann die Stabilität des Venendruckes bei den genannten Eingriffen wohl als ein weiterer Beweis dafür angeführt werden, dass dieselben, wenigstens beim Kaninchen, keine Constriction der Pulmonalarterien bedingen.

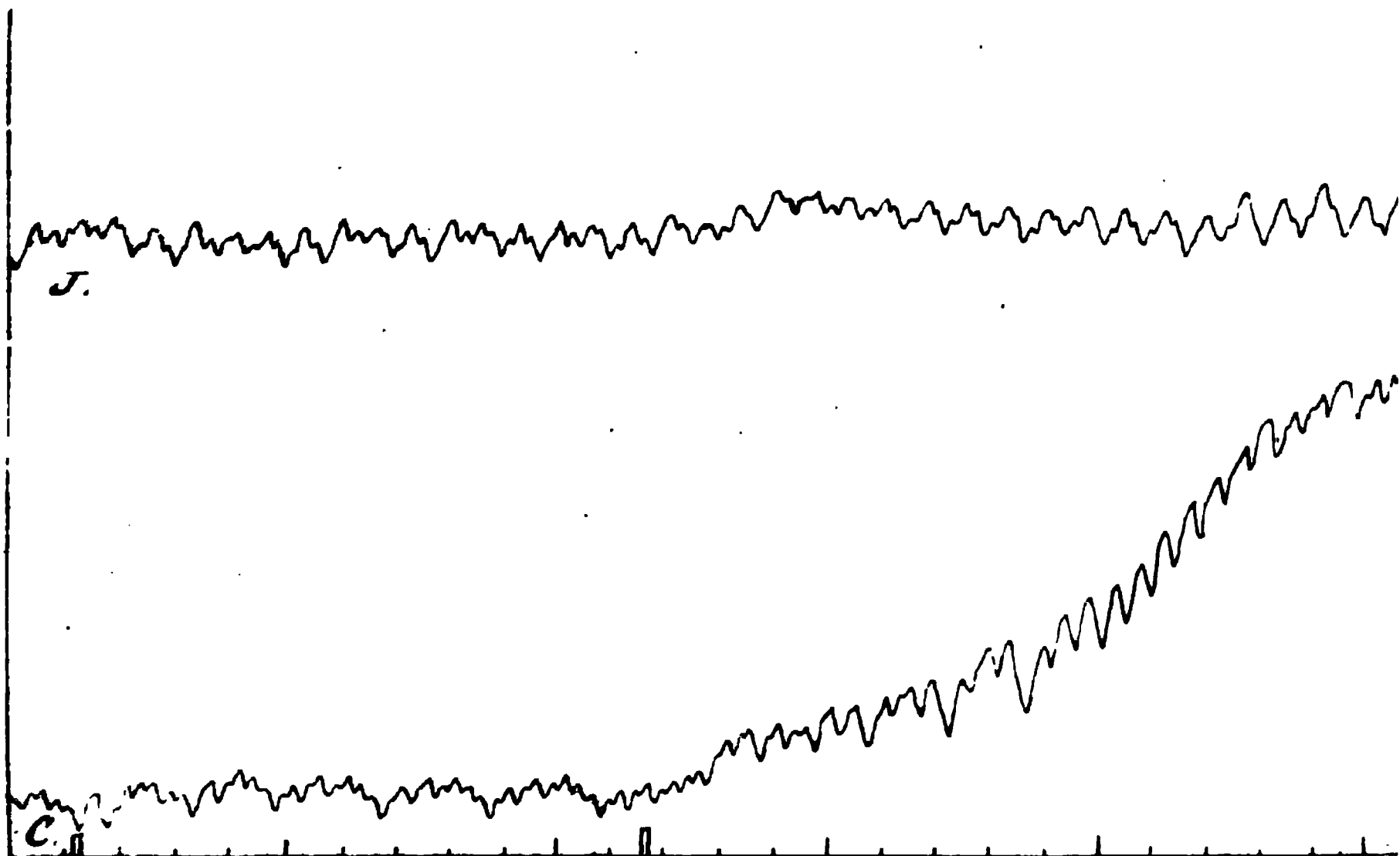
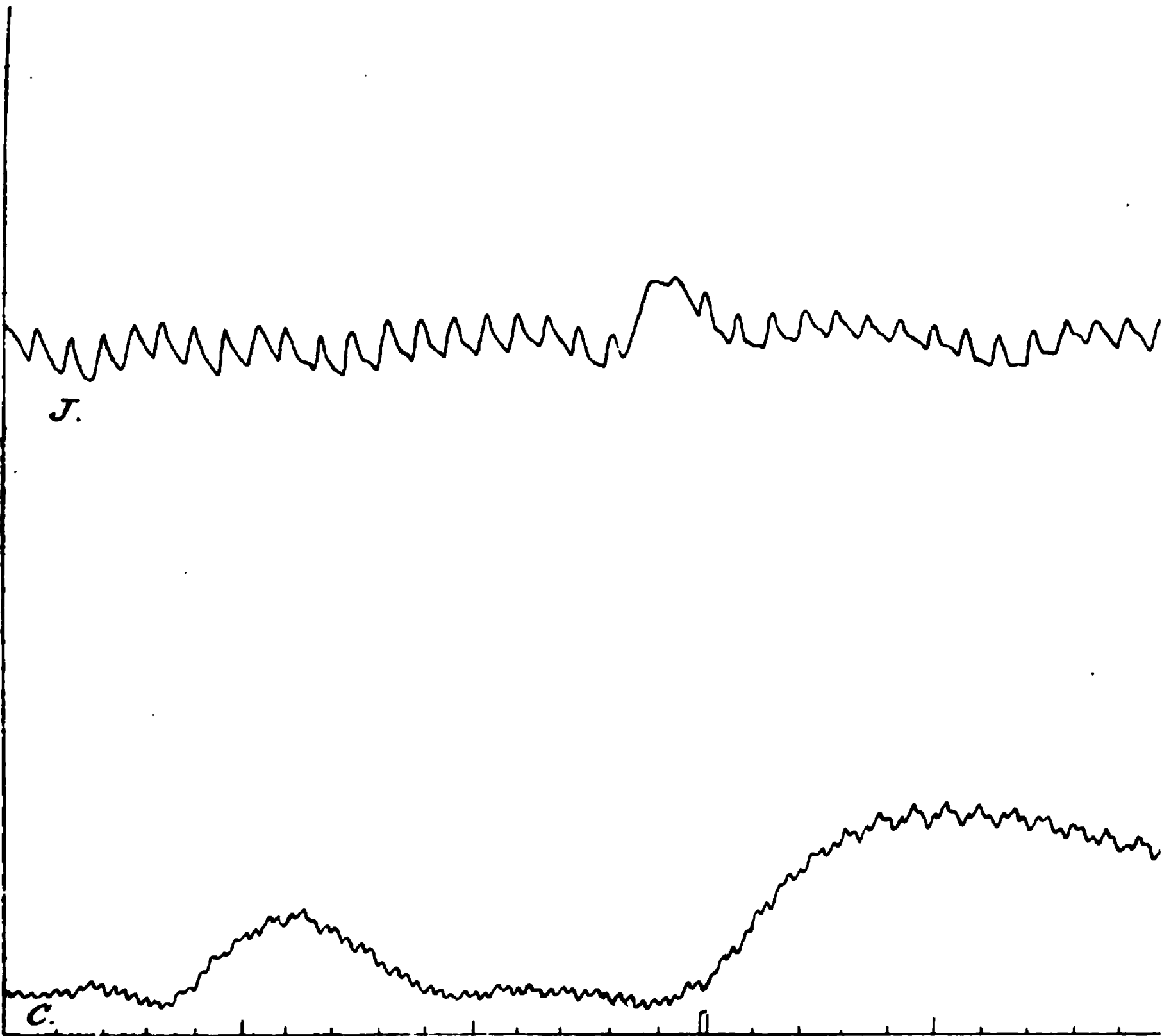
III. Veränderungen in der Thätigkeit des Herzens üben auf den Druck in den Venen einen entgegengesetzten Einfluss aus, wie auf jenen in den Arterien des grossen Kreislaufs.

Während im Aortengebiete in Folge von Constriction oder Verschluss des Lumens der Gefäße eintretende, überaus beträchtliche Erhöhungen des Druckes ohne Veränderungen desselben in der Vena cava superior ablaufen können, führt ein Wechsel in der Thätigkeit des Herzens zu sehr erheblichen Druckveränderungen in beiden Gefässgebieten.

Die Umstände, welche bei einer Abnahme der Schlagzahl des Herzens, wenn nicht der Tonus der Arterien vernichtet ist, zu einer Erhöhung des Druckes in der Vene führen, während er im Aortengebiet sinkt, habe ich an anderer Stelle erörtert (¹¹, S. 333).

Und wie das sofortige Eintreten der Drucksteigerung in der Vene bei der ersten Vorhofspause und das Ausbleiben derselben





trotz sehr beträchtlicher Herabsetzung der Schlagfolge des Herzens, bei paralytischem Stand des arteriellen Blutdruckes und folgeweiser Herabsetzung der Blutzufuhr zum rechten Herzen auf ein Minimum lehrt, dass wir in der Hemmung der Blutbeförderung durch Aspiration des rechten Herzens und nicht in der Veränderung der Blutausgabe des letzteren das primäre Moment für diese Drucksteigerung zu suchen haben, so zeigt die beim ersten beschleunigt ablaufenden Herzschlag nach Section der erregten Hemmungsnerven des Herzens eintretende Drucksenkung in der Vene (Taf. III Fig 2, bei der ersten Marke) an, dass wir die Steigerung dieser Aspiration als das primäre Moment für die bei Zunahme der Schlagzahl des Herzens eintretende Erniedrigung des Venendruckes anzusehen haben.

Sehr schön tritt der Einfluss der Abänderung der Schlagfolge des Herzens gegenüber der Einflusslosigkeit reflectorisch bedingter Veränderungen im Lumen der Arterien auf den Venendruck unter Umständen bei centripetaler Reizung des Nervus depressor hervor. Während dabei trotz bedeutender Senkung des Aortendruckes der Venendruck unverändert bleibt, wenn sich die Pulsfrequenz nicht ändert (Taf. I Fig. 5), bedingt eine hierbei eintretende Herabsetzung dieser eine erhebliche Steigerung des Venendruckes (Taf. I Fig. 4). Wie bei Veränderungen in der Schlagzahl des Herzens, so treten auch bei Variationen seiner Energie sowohl in den Venen wie in den Arterien Veränderungen, und zwar wenn jene Variationen der Energie das ganze Herz betreffen, entgegengesetzte Veränderungen des Druckes ein.

Beispiele hierfür finden sich schon auf den im I. Capitel angeführten Figuren, bei dyspnoischer Abschwächung der Herzthätigkeit. Derselben Erscheinung begegnen wir bei Abschwächung derselben durch Vergiftung mit Chloralhydrat. In kleineren Dosen intravenös injicirt (z. B. 0,08 bei Kaninchen mittlerer Grösse) bedingt dasselbe neben einer allmähig sich ausgleichenden Abschwächung der Thätigkeit sämtlicher vier Herzabtheilungen eine Senkung des Arterien- und Steigerung des Venendruckes. Bei Anwendung grosser Dosen (z. B. 0,25) schliesst sich an diese Abschwächung der Herzthätigkeit eine vollständige Vernichtung derselben an, bei rapid sinkendem arteriellen und jäh ansteigendem venösen Drucke (Taf. I Fig. 2).

Dieselben Erscheinungen finden wir, wenn durch Reizung des Herzens mittels Inductionsströmen letales oder vortübergehendes Flimmern erzeugt wird (Taf. I Fig. 3), und es eignen sich derartige Versuche sehr, die Vorgänge anschaulich zu machen, welche dazu

führen, dass wir in der Leiche die Arterien leer und die Venen gefüllt finden.

Wird die Diastole des Herzens durch Einblasen von Luft in das Perikard behindert¹⁸⁾, so sehen wir gleichfalls entgegengesetzte Veränderungen im Venen- und Arteriendrucke auftreten (Taf. III Fig. 3), worauf schon François-Franck und Riegel⁽¹⁴⁾ aufmerksam gemacht haben.

Wird durch Vergiftung mit Helleborein, bei der sich in einem gewissen Stadium „eine Zunahme des Pulsvolums unter Vergrößerung der diastolischen Phase“ nachweisen lässt⁽¹⁵⁾, S. 80), eine bedeutendere Steigerung des Aortendruckes (z. B. von 80 auf 130 mm Hg) erzeugt, so ist ein deutliches, wenn auch nicht sehr erhebliches Absinken des Venendruckes festzustellen.

So sehen wir also, dass bei jeder Abnahme der Schlagzahl des Herzens, das auf die Arterien wie eine Druck-, auf die Venen wie eine Saugpumpe wirkt, sowie bei jeder Abschwächung seiner Zusammenziehungen ein Sinken des Arterien- und Steigen des Venendruckes eintritt, bei Zunahme der Frequenz oder Energie der Herzschläge aber das entgegengesetzte Verhältniss.

Schlussbemerkungen.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde gezeigt, welch' mächtigen und zwar im Allgemeinen den Wirkungen auf den Aortendruck entgegengesetzten Einfluss Abänderungen der Herzthätigkeit, sowie die künstliche Athmung auf den Blutdruck in der Vena cava superior zu nehmen vermögen. Dies gilt aus naheliegenden Gründen auch für die natürliche Athmung. Führen wir durch elektrische Reizung des centralen Halsvagusstumpfes einen inspiratorischen Athmungsreflex herbei, so sehen wir eine erhebliche Senkung des Venendruckes eintreten, während der arterielle Druck in Folge des vermehrten Blutzuflusses zum rechten Herzen steigt (Taf. I Fig. 7); und entgegengesetzte Druckschwankungen kommen zu Stande, wenn man durch dieselbe oder eine anderweite sensible Reizung einen expiratorischen Athmungsreflex erzeugt (Taf. II Fig. 4). Die Athmungsthätigkeit wirkt ja wie eine Saugpumpe auf den Blutstrom in den Venen, womit es selbstverständlich ist, dass Abänderungen derselben Veränderungen im Venendruck bedingen müssen.

Im Gegensatz dazu sehen wir sowohl bei den erheblichen wellenförmigen Blutdruckschwankungen, die wir in den Arterien des grossen

Kreislaufs beobachten können, wie ich in einer früheren Mittheilung gezeigt habe (¹⁶), als auch bei den noch weit erheblicheren Veränderungen im Aortendrucke, die wir durch dyspnoische, reflectorische und anämische Reizung des Vasomotorencentrums in der Medulla oblongata hervorrufen können, keinerlei Schwankungen im Druck in der Vena cava superior sich vollziehen, welche nicht aus einer gleichzeitigen Abänderung der Herzthätigkeit oder der Einwirkung rein mechanischer Momente sich erklärten. Wir finden also keine Anhaltspunkte dafür, dass mit der Reizung der arteriellen Vasomotoren des grossen Kreislaufs eine solche von venösen sich associirt. Ausgeschlossen ist eine solche Association allerdings hiermit nicht, denn es könnte sich um so schwache, oder um Wirkungen auf so kleine Gefässgebiete handeln, dass keine wesentliche Beeinflussung der Blutfülle der Vena cava superior dadurch erzeugt werden kann, oder es könnten gleichzeitig sich vollziehende vasoconstrictorische und vasodilatatorische Einflüsse sich das Gleichgewicht halten. Immerhin würde in diesem Falle einer derartigen associirten Innervation von venösen Vasomotoren ein Einfluss auf den Kreislauf nicht zukommen, wie dies aus den in der Einleitung entwickelten Zweckmässigkeitsgründen auch von vornherein erwartet werden musste.

Bemerkenswerth ist es, dass die bei den erwähnten Reizungen des Vasomotorencentrums in der Medulla oblongata eintretende Constriction der kleinen Unterleibsarterien nicht in Folge verminderten Zuflusses zu den Venen zu einer deutlichen Drucksenkung in der Vena cava superior führt, um so bemerkenswerther als K l e m e n s i e w i c z (¹⁷, S. 91) bei reflectorisch ausgelöster Vasoconstriction im Gebiete der Arteria femoralis eine Drucksenkung in der Vena femoralis, wenn auch nicht als constante Erscheinung, eintreten sah. Allein es muss in Betracht gezogen werden, dass in dem letzteren Falle die Steigerung des Blutdruckes im Aortengebiete, wenn eine solche überhaupt eintrat, zu geringfügig war, um eine erheblichere Steigerung der Herzthätigkeit und Beschleunigung des Blutstromes und damit eine Ueberwindung des durch die Arterienverengerung geschaffenen Hindernisses für die Blutzufuhr zu den Venen zu bedingen.

Wie wirksam aber die letztgenannten regulatorischen Vorgänge sind, können wir an dem Umstande erkennen, dass der Kreislauf des Blutes vom linken zum rechten Herzen und zurück selbst nach Verschluss der Aorta descendens und der Hirnarterien noch fortbesteht. Wird dieser Eingriff ausgeführt, nachdem durch vorher-

gehenden Verschluss der Aorta die arteriellen Vasoconstrictoren gelähmt wurden und eine Herabsetzung des Aortendruckes auf den paralytischen Stand erfolgte, was, wie ich im Gegensatz zu Hill und Barnard (¹⁰, S. 329) gefunden, wohl wegen der Ansammlung des Blutes in den arteriellen Unterleibsgefässen, eine erhebliche Erniedrigung des Druckes in der Vena cava superior bedingt, so ist nicht einmal eine wesentliche Veränderung im Venendruck wahrzunehmen.

Ausreichende Gründe für die Annahme eines ständigen Tonus der Venen des grossen Kreislaufs im Ganzen habe ich beim Kaninchen ebenso wenig gefunden, wie seiner Zeit solche für das Bestehen eines Tonus der Arterien des centralen Nervensystems und der Lungenarterien. Es scheint dies in Uebereinstimmung zu stehen mit dem vollständigen Zusammenfallen der Venenwandungen, das wir nach dem Anschneiden von Venen beobachten können, die nicht an ihre Umgebung fixirt sind, sowie an blutleer gemachten Venen.

Allem Anscheine nach nehmen eben die genannten drei Gefässgebiete in dieser Hinsicht eine ganz andere Stellung im Gefässsystem ein als die anderen Arterien des Kreislaufs, und es ist von diesem Gesichtspunkt aus sehr interessant, dass die bei Vergiftung mit Nebennierenextract an letzteren beobachtete, auf die Erregung peripherer vasomotorischer Apparate bezogene Vasoconstriction nach den Versuchen von Hill und Barnard (¹⁰, S. 349) bei den Venen ebenso mangelt, wie nach den Versuchen von Spina und Velich (⁸, S. 264, 265) bei den Hirn- und Lungenarterien.

Literaturverzeichnis.

- 1) Ph. Knoll, Ueber die Druckschwankungen in der Cerebrospinalflüssigkeit und den Wechsel in der Blutfülle des centralen Nervensystems. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. Bd. 93 Abth. 3. 1886.
- 2) A. Spina, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss von Rückenmarksdurchtrennungen auf den Kreislauf des Gehirns. Wiener klinische Wochenschrift Nr. 48. 1897.
- 3) Derselbe, Experimenteller Beitrag zur Kenntniss der Hyperämie des Gehirns. Wiener medic. Blätter Nr. 16 u. 17. 1898.
- 4) Ph. Knoll, Beiträge zur Lehre von der Athmungsinnervation. Neunte Mittheilung. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 97 Abth. 3. 1888.
- 5) Derselbe, Ueber Wechselbeziehungen zwischen dem grossen und kleinen Kreislaufe. Ebenda Bd. 99. 1890.

- 6) J. R. Bradford und H. P. Dean, The pulmonary circulation. Journ. of physiology vol. 16 p. p. 34 ff. 1894.
- 7) Ph. Knoll, Ueber die Wirkungen des Herzvagus bei Warmblütern. Pflüger's Archiv Bd. 67 S. 587 ff.
- 8) François-Franck, Étude critique et expérimentale de la vasoconstriction pulmonaire réflexe. Arch. de physiol. norm. et pathol. p. 178 ff. 1896.
- 9) W. M. Bayliss and E. H. Starling, Observations on venous pressure and their relationship to capillary pressure. Journ. of physiol. vol. 16 p. 159. 1894.
- 10) L. Hill and H. Barnard, The influence of the force of gravity on the circulation. Part II. Journ. of physiol. vol. 21 p. 321 ff. 1897.
- 11) Ph. Knoll, Beiträge zur Lehre von der Blutbewegung in den Venen. Erste Mittheilung. Ueber den Venenpuls. Pflüger's Arch. Bd. 72 S. 317 ff.
- 12) Derselbe, Graphische Versuche an den vier Abtheilungen des Säugethierherzens. Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wiss. in Wien Bd. 103 Abth. 3 S. 298 ff. 1894.
- 13) Derselbe, Ueber die Folgen der Herzcompression. Naturwissenschaftliches Jahrbuch „Lotos“ Bd. 2. Prag 1881.
- 14) Fr. Riegel, Experimentelle Untersuchungen über den normalen Venenpuls und über das Verhalten des Venensystems bei Perikardialergüssen. Deutsches Arch. f. klin. Medicin Bd. 34 S. 477 ff.
- 15) O. Schmiedeberg, Grundriss der Arzneimittellehre. Leipzig 1883.
- 16) Ph. Knoll, Beiträge zur Lehre von der Blutbewegung in den Venen. Zweite Mittheilung. Ueber wellenförmige Blutdruckschwankungen im Venensystem. Pflüger's Arch. Bd. 72 S. 621 ff.
- 17) R. Klemensiewicz, Experimentelle Beiträge zur Kenntniss des normalen und pathologischen Blutstromes. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 94 Abth. 3 S. 17 ff. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind von links nach rechts zu lesen. Die niederen Striche auf der Abscisse grenzen Secunden ab, die höheren durch eine zweite Horizontale verbundenen zeigen einen Eingriff und eventuell dessen Dauer an. *J.* gibt den Blutdruck in der Vena jugularis externa, *C.* in der Karotis communis wieder, *r. A.* die Zusammenziehungen des rechten, *l. A.* jene des linken Vorhofes, *r. V.* die des rechten und *l. V.* jene des linken Ventrikels. Bei *R* sind die Athmungen des Versuchsthieres durch Verbindung seiner Trachea mit einem geschlossenen Luftraum und des letzteren mit einer Schreibtrommel verzeichnet; die aufsteigende Linie ist expiratorisch.

Fig. 1, 2 und 6 auf Taf. II und 2 Taf. III wurden von ätherisirten und curarisirten Katzen, alle übrigen Figuren aber von Kaninchen gewonnen, und zwar Fig. 7 auf Taf. I und 4 auf Taf. II von unvergifteten, alle übrigen aber von curarisirten Thieren.

Der Raumersparniss halber wurden die Blutdruckcurven der Abscisse möglichst genähert. Dieselben geben also nicht die absoluten Druckhöhen, sondern nur die Druckveränderungen wieder.

Die mit *C.* bezeichneten Curven wurden bei Fig. 1, 2 auf Taf. I und 3 auf Taf. II mittels eines Hürthle'schen Kautschukmanometers, sonst aber mittels eines Quecksilbermanometers verzeichnet.

Tafel I.

- Fig. 1. Bei der ersten und dritten Marke Aussetzen, bei der zweiten und vierten Wiederaufnehmen der künstlichen Ventilation.
- Fig. 2. Bei der ersten Marke Aussetzen der Ventilation; zwischen der zweiten und dritten Marke wurde 0,25 Chloralhydrat intravenös injicirt. Die jähen Erhebungen der Curvenreihen auf den unteren 4 Curven wurden durch spontane Athmungen bedingt.
- Fig. 3. Reizung des Herzens mittels des Inductoriums.
- Fig. 4 und 5. Inductions-Reizung eines centralen Depressorstumpfes.
- Fig. 6. Einblasen von Rauch in die Nase.
- Fig. 7. Inductionsreizung eines centralen Halsvagusstumpfes.

Tafel II.

- Fig. 1—3 und 6. Aussetzen der künstlichen Ventilation. Bei 3 waren die Halsvagi erhalten.
- Fig. 4. Kräftiges Anblasen des Versuchstieres.
- Fig. 5. Bei der ersten Marke Verschluss der Aorta descendens, bei der zweiten der Hirnarterien. Bei der dritten Marke Lüftung der letzteren, und bei der vierten Lüftung der Aorta. Die Vasomotoren waren durch vorhergegangene längere Anämisirung der Medulla gelähmt.

Tafel III.

- Fig. 1. Bei der ersten Marke Verschluss des gemeinschaftlichen Stammes der rechten Karotis und Subclavia, bei der zweiten der linken Subclavia.
- Fig. 2. Bei der ersten Marke Durchschneidung beider Halsvagi während einer durch Aussetzen der künstlichen Ventilation erzeugten Dyspnoe. Bei der zweiten Marke Wiederaufnahme der künstlichen Lüftung.
- Fig. 3. Aufblasen des Pericard zwischen den beiden Marken. Die grossen Druckschwankungen währenddem auf *C.* und *J.* sind durch die einzelnen künstlichen Ventilationen bedingt.
- Fig. 4. Bei der ersten Marke Verschluss der Subclavia sinistra, bei der zweiten der Karotis und Subclavia dextra. Bei der dritten Marke Lüftung der Hirnarterien.
- Fig. 5. Bei der ersten Marke Verschluss der Aorta descendens, bei der zweiten der Hirnarterien. Bei der dritten Marke Lüftung der Aorta, bei der vierten der Hirnarterien.
- Fig. 6. Zwischen den beiden Marken Einengung des Stammes der Arteria pulmonalis.
-

Ueber die Schnelligkeit der Augenbewegungen.

Von

Oberstabsarzt Dr. **Guillory**, Köln.

(Mit 3 Textfiguren.)

Seitdem Lamansky seine Versuche über den obigen Gegenstand veröffentlicht hat¹⁾, sind meines Wissens keine Arbeiten gefolgt, durch welche jene eine Bestätigung oder Erweiterung gefunden hätten, während im Uebrigen die Physiologie der Augenbewegungen nach den verschiedensten Richtungen in zahlreichen Arbeiten immer weiter ausgebaut worden ist. Eine grosse Zahl aller dieser Beobachtungen stützt sich auf die Fähigkeit der Netzhaut, ihre Bewegungen selbst zu controliren und mit Hülfe der Nachwirkungen, welche ihre Erregungen hinterlassen (Nachbilder), jede Veränderung ihrer Stellung durch Projection auf gegebene Linien im Raume zu erkennen. Diese Eigenschaft der Netzhaut lässt sich nun in noch ausgiebigerer und, wie ich glaube, vollkommener Weise, als dies Lamansky gethan, zu einer Messung der Schnelligkeit der Augenbewegungen verwerthen.

Bei meinen Studien über intermittirende Netzhautreizung des bewegten Auges²⁾ bemerkte ich, je nach der gewählten Blickrichtung, ein Verhalten der Nachbilder, welches nur durch einen Unterschied in der Geschwindigkeit der Augenbewegungen zu erklären war, und da sich hierbei eine Methode fand, welche eine genaue Messung jener Geschwindigkeit in Aussicht stellte, so hielt ich es nicht für uninteressant den Gegenstand weiter zu verfolgen, und die ursprünglich nicht zu diesem Zwecke unternommenen Versuche nach dieser Richtung auszudehnen.

Die Methode, deren sich Lamansky bediente, war folgende: Er ging von der Erwägung aus, dass die Zahl der Lichtreize, welche

1) Pflüger's Archiv Bd. 2.

2) Pflüger's Archiv Bd. 71.

das Auge treffen, während dasselbe eine bestimmte Strecke durchläuft, abhängen muss: 1. von der Geschwindigkeit, mit welcher sich die einzelnen Reize folgen, 2. von der Geschwindigkeit, mit welcher das Auge selbst diese Strecke zurücklegt. Es bedurfte somit nur einer Versuchsanordnung, wobei die erstere constant blieb, und musste alsdann die Zahl der das Auge treffenden Reize um so grösser sein, je langsamer die betreffende Bewegung erfolgte und umgekehrt. Um auf diese Weise die Geschwindigkeit zu messen, wurde ein intermittirendes Licht hergestellt, indem mit Hülfe des elektromagnetischen Apparates von Helmholtz¹⁾ eine Scheibe in Drehung versetzt wurde, in welche eine bestimmte Zahl von schmalen Schlitten eingeschnitten war. Hinter dieser Scheibe befand sich ein Prisma, in welchem ein kleines Flammenbildchen erschien. Dasselbe wurde in der Weise hergestellt, dass das Licht einer Petroleumflamme von unten und hinten auf die Scheibe durch einen Glasspiegel abgelenkt und alsdann durch jenes Prisma in die Blickrichtung gebracht wurde. Das Flammenbildchen wurde noch kleiner und schärfer gemacht dadurch, dass das Licht der Petroleumflamme durch einen schmalen Spalt und ein passend aufgestelltes System von Linsen hindurchgehen musste. Je nach der Umdrehungsgeschwindigkeit und der Zahl der Schlitten konnte eine bestimmte Anzahl von Intermisionen in der Secunde erreicht werden. Bewegte sich nun das Auge innerhalb zweier bestimmter Marken, so entstand, der Bewegungsrichtung entsprechend, eine Reihe scharf begrenzter, deutlicher Nachbilder, deren Zahl bei sonst gleichbleibender Versuchsanordnung ein Urtheil über die Geschwindigkeit der Augenbewegungen gestattete, nach der Formel

$$V = \frac{\varphi}{tn}, \text{ wo } \varphi \text{ den Blickwinkel bedeutet, } t \text{ die Zeit zwischen zwei}$$

Lichtreizen, welche sich aus der bekannten Umdrehungsgeschwindigkeit der Scheibe und der Zahl der Schlitten ergab, und n die Zahl der Nachbilder. Die Ergebnisse sind in einer Tabelle zusammengestellt, und hält Lamansky dieselben auf Grund von Controlversuchen für sehr zuverlässig. Aus denselben geht hervor, dass sich wesentliche Unterschiede in den verschiedenen Blickrichtungen der Augen nicht fanden. In verticaler Richtung war die Geschwindigkeit fast eben so gross wie in horizontaler, nur in schräger etwas langsamer. Dabei scheint es für das Ergebniss ohne Belang gewesen zu

1) S. Exner, Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. 58.

sein, ob bei der wagerechten Blickrichtung die Bewegung von links nach rechts oder von rechts nach links und bei der senkrechten von oben nach unten oder umgekehrt stattfand. Die von Lamansky gewählten Bewegungstrecken sind verhältnissmässig nicht gross und bleiben in den Grenzen von ca. 6° – 89° . Für die Genauigkeit des Ergebnisses ist aber die Länge nicht ohne Einfluss. Findet man z. B., dass auf etwa 3° ein Nachbild kommt, so würde man bei 9° deren 3 haben, aber eben so gut bei 10° und 11° . Die Durchschnittswerthe werden also immer genauer ausfallen, je grösser die Zahlen sind, je mehr also die bei kleineren Zahlen unvermeidlichen Ungenauigkeiten sich ausgleichen. Meines Erachtens ist es überhaupt nicht leicht, genau die Nachbilder zu zählen und gleichzeitig die Aufmerksamkeit auf die beiden Marken am Perimeterbogen zu richten, was ja erforderlich ist, damit die Excursion sich innerhalb der gewünschten Grenzen hält. Das Zählen der Nachbilder wird natürlich um so schwieriger, je grösser die Zahl, und findet hiermit die Ausdehnung der Bewegungstrecken sehr bald eine Grenze. Dazu kommt, dass die Ergebnisse auf kleinen Strecken nur dann verwerthbar sind, wenn angenommen wird, dass die Geschwindigkeit in allen Punkten der Bahn die gleiche ist. Lamansky findet aber selbst, dass bei kleinen Excursionen die Bewegungen langsamer sind als bei grossen, so dass also eine gewisse Zeit vergeht, bis die Muskelcontraction ihre volle Energie erreicht. Wie wir unten sehen werden, sind diese Verschiedenheiten in den einzelnen Theilen der Bahn zum Theil recht erheblich, hauptsächlich allerdings erst am Ende. Aber auch die Anfangsgeschwindigkeiten können nicht als Ausdruck der dem Muskel verfügbaren Energie gelten. Aus diesen Gründen sind die bei kleinem Winkel φ gewonnenen Ergebnisse ungenau, und selbst die grössten Winkel bei Lamansky entsprechen kaum der Hälfte der ganzen Excursion, deren die Bulbi fähig sind. Die Ausdehnung des Versuches auf grössere Strecken scheitert aber, wie gesagt, an der Schwierigkeit des Zählens. Dies lässt sich auch nicht durch eine Verlangsamung der Umdrehungsgeschwindigkeit compensiren, denn durch die auf diese Weise erzeugte Verlängerung des einzelnen Eindruckes treten in Folge der Bewegung des Auges Verzerrungen der Nachbilder ein, welche die Beurtheilung erschweren. Eher würde eine Verminderung der Anzahl der Schlitze zu versuchen sein, bei gleichbleibender Geschwindigkeit. Die Dauer des Eindruckes bleibt alsdann die gleiche, nur findet die Erneuerung desselben seltener

statt. Indessen würde jede Verminderung der Zahl der Lichteindrücke wiederum die oben als Folge der kleinen Zahl erörterte Ungenauigkeit mit sich bringen.

Zu meinen Messungen habe ich mich daher einer anderen Methode bedient, welche sich bei meinen Untersuchungen über die Veränderungen der Nachbilder bei intermittirender Erregung des bewegten Auges darbot. Diese hatten anfänglich nur die auffallenden Veränderungen der Nachbilder zum Gegenstande, welche je nach der Richtung, in welcher sich die Erregung über die Netzhaut fortpflanzt, hervortreten, während ich nicht erwartet hatte, solche zu finden, welche auf Unterschiede in der Schnelligkeit der Bewegung nach der einen oder anderen Richtung schliessen liessen. Erst die Verschiedenheiten, welche bei den einzelnen Blickrichtungen auftraten, und welche nicht anders, als durch Unterschiede in der Geschwindigkeit zu erklären waren, veranlassten mich, diese Frage weiter zu untersuchen. Zum Verständnisse wird es daher erforderlich sein, auf die wesentlichen Ergebnisse jener Versuche in Kürze einzugehen.

Ich bediente mich eines sogenannten Episkotister, d. h. einer durch ein Uhrwerk drehbaren Scheibe mit vier einander gegenüber stehenden, verstellbaren Spalten, durch welche das Licht einer durch eine Milchglasglocke gedeckten Petroleumflamme fiel. Vor dieser Scheibe befand sich ein schwarzer Schirm, in dessen Mitte nach Belieben je eine runde, halbkreisförmige, quadratische oder rechteckige Oeffnung eingestellt werden konnte. Die Gestalt der Nachbilder, welche diese verschiedenen Oeffnungen bei Rotation der Scheibe und Bewegung des Auges hervorriefen, ist abhängig von der Stellung, welche der Ausschnitt vor der Scheibe hat, von der Umlaufgeschwindigkeit der letzteren und von der Bewegungsrichtung des Auges. Was die Stellung vor der Scheibe betrifft, so bedingt dieselbe die Richtung, in welcher die Aufhellung des Ausschnittes stattfindet. Nehmen wir z. B. an, die Drehung erfolge, vom Beobachter aus gesehen, entsprechend dem Zeiger einer Uhr, so wird, falls der Ausschnitt genau über der Mitte der Scheibe steht, die Beleuchtung desselben von links nach rechts fortschreiten; die rechte Seite ist also noch dunkel, während die linke bereits erhellt ist. Trotz des geringen Zeitintervalles, welches für die Fortbewegung des beleuchtenden Spaltes von der einen Seite der Figur bis zur anderen erforderlich ist, kann das Auge in derselben Zeit schon eine gewisse Strecke zurückgelegt haben, und wird hierdurch eine Verschiebung

einzelner Theile der Figur im Nachbilde entstehen. Dies hängt aber von der Bewegungsrichtung des Auges ab. Erfolgt dieselbe in gleichem Sinne wie die des leuchtenden Spaltes, also in unserem Beispiele horizontal (für die kurze Strecke kann auch die Bewegung des Spaltes als geradlinig angenommen werden), so kann nur eine Veränderung in der Breite des Ausschnittes zu Stande kommen. Dieselbe wird um so mehr zunehmen, je schneller jeder einzelne leuchtende Punkt über die Netzhaut hineilt, also besonders, wenn die Bewegung des Auges der des Spaltes entgegengesetzt ist. Wir erhalten alsdann statt des Kreises eine länglich runde Figur mit längstem, horizontalen Durchmesser, statt eines Quadrates ein liegendes Rechteck u. s. w. Folgt dagegen das Auge der Bewegung der Scheibe, so kann eine wesentliche Verbreiterung nur dann entstehen, wenn die Bewegung des Auges entweder viel schneller oder viel langsamer ist, als die der Scheibe, denn nur dann kann die Erregung verschiedene neben einander liegende Netzhautstellen befallen. Ist aber die Schnelligkeit beider Bewegungen annähernd gleich, so beschränkt sich der Reiz auf die von Anfang an getroffenen Netzhautstellen, und man erhält daher ein Nachbild, welches nicht wesentlich breiter ist, als der leuchtende Spalt selbst, auch in dem Falle, dass der eingestellte Ausschnitt breiter war. Es ist somit klar, dass z. B. bei Innenwendung des linken Auges die Bilder schmaler sein müssen, als bei Aussenwendung desselben, da die Bewegung das eine Mal mit, das andere Mal gegen die Drehung erfolgt, und es wäre ein Irrthum, hieraus auf Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit beider Bewegungen schliessen zu wollen. Solche könnten nur in Bezug auf die associirten Bewegungen beider Augen zu Tage treten, also z. B. bei Innenwendung des rechten und Aussenwendung des linken Auges oder umgekehrt. Erfolgt in diesen Fällen, d. h. bei Drehung eines jeden Auges nach derselben Richtung, die Bewegung mit gleicher Geschwindigkeit, so werden gleiche Bilder entstehen, im anderen Falle müssen Verschiedenheiten zu Tage treten.

Ganz andere Veränderungen zeigen sich an den Nachbildern, wenn die Bewegung des leuchtenden Spaltes senkrecht auf die Blickrichtung stattfindet (die kurze Strecke, innerhalb deren er sichtbar ist, wieder als geradlinig betrachtet). Dies tritt ein, wenn bei horizontaler Blickrichtung der Ausschnitt vor dem horizontalen Durchmesser der Scheibe steht und bei verticaler Blickrichtung vor dem verticalen. Nehmen wir z. B. an, derselbe befände sich, vom Be-

obachter aus gesehen, auf der rechten Seite der Scheibe in Höhe der Mitte, so wird, unter Beibehaltung der obigen Drehungsrichtung, zuerst der obere Abschnitt der Figur beleuchtet, und von hier die Aufhellung nach dem unteren fortschreiten. Auch hier ist, unter geeigneten Versuchsbedingungen, das Intervall so gross, dass während desselben eine gewisse Fortbewegung des Auges stattfinden kann. Bewegt sich also das Auge wagerecht von dem Ausschnitte weg nach aussen oder innen, so erregt der untere Abschnitt der Figur, wegen seiner späteren Erhellung einen weiter peripher liegenden Theil der Netzhaut als der obere. Letzterer liegt also im Nachbilde näher nach der Blicklinie zu und erscheint daher in der Richtung der Augenbewegung gegen den unteren verschoben. Somit zeigt die ganze Figur eine schräge Verschiebung, die Vierecke werden rhombisch, der Kreis erhält die Gestalt einer schräg verzogenen Ellipse u. s. w. Im Wesentlichen dasselbe findet sich, wenn der Ausschnitt auf der anderen Seite der Scheibe steht, nur erfolgt hier die Aufhellung nicht in der Richtung von oben nach unten, sondern von unten nach oben. Die Verschiebung der Figur ist daher gerade umgekehrt; es folgt nicht das obere Ende der Blickbewegung, sondern das untere.

Ob hierbei Verbreiterungen der Figuren stattfinden, muss davon abhängen, wie lange die Beleuchtung jedes einzelnen Theiles derselben andauert. Geht die Aufhellung für alle in derselben horizontalen liegenden Punkte sehr rasch vorüber, so werden die den zuerst erregten Netzhautstellen in horizontaler Linie benachbarten Theile nicht mehr getroffen, da die Erregung bereits in senkrechter Richtung fortgewandert ist. Es findet also keine Verbreiterung statt, sondern nur die Verschiebung des oberen Theiles gegen den unteren. Dauert die Aufhellung an jedem Punkte aber länger, so verbreitert sich die Erregung in der Bewegungsrichtung des Auges immer weiter über die Netzhaut, und ausser der Verschiebung wird eine Verbreiterung der Dimensionen der Figur zu Stande kommen (l. c. S 627). Es hängt dies also mit andern Worten davon ab, wie breit die Spalten des Episkotister sind (gleiche Drehungsgeschwindigkeit vorausgesetzt), und wird, wenn man dieselben sehr eng einstellt, die Verschiebung deutlich bleiben, ohne dass die Breitenverhältnisse der Figur wahrnehmbar verändert sind.

Die Grösse der Verschiebung muss nun wieder abhängen von der Schnelligkeit der Bewegung und zwar sowohl der Scheibe, wie

des Auges, aber in umgekehrtem Sinne. Wird die erstere verlangsamt, so wird das Intervall zwischen Beleuchtung des oberen und unteren Theiles der Figur um so grösser, also auch die Verschiebung, da das Auge um so mehr Zeit zu einer ausgiebigen Bewegung hat. Wird die Augenbewegung verlangsamt, bei gleichbleibender Drehungsgeschwindigkeit, so nimmt der Grad der Verschiebung der Figur ab, was nach dem Gesagten wohl ohne Weiteres verständlich ist. Bei constanter Umlaufgeschwindigkeit lässt sich also aus dem Grad der Verschiebung ein Schluss ziehen auf die Schnelligkeit der Augenbewegung in den einzelnen Drehungsrichtungen. Für das Nähere muss auf die angezogene Arbeit verwiesen werden ¹⁾.

Es folgt hieraus, dass Unterschiede in der Schnelligkeit der Augenbewegung bei den geschilderten Versuchen in mehrfacher Weise hervortreten können, je nach der Stellung des Spaltes in Bezug auf die Scheibe. Ich glaubte Anfangs, dass dieselben nur von dem Grade der Aufmerksamkeit abhingen, welche man auf die beabsichtigte Bewegung verwendet, überzeugte mich aber bald, dass auch bei dem lebhaften Bestreben, die Drehung möglichst energisch auszuführen, immer noch gewisse Unterschiede bestehen bleiben, welche sich nicht ausgleichen lassen. Da ich ursprünglich in der gegentheiligen Ansicht befangen war, dass die Schnelligkeit der Bewegung nach den verschiedenen Richtungen eine gleiche sei, glaube ich um so mehr, mich von jeder Suggestion ferngehalten zu haben.

Diejenigen Verschiedenheiten nun, welche sich in Bezug auf die Geschwindigkeit einzelner Bewegungen ergeben, sind in der erwähnten Arbeit S. 634 ff. zusammengestellt und mögen hier in Kürze wiederholt werden.

1. Am verticalen Durchmesser der Scheibe zeigten sich die Figuren beim Blicke nach links wesentlich breiter, wenn der Versuch mit dem rechten Auge ausgeführt wurde, als wie mit dem linken, beim Blicke nach rechts dagegen waren die Bilder breiter für das rechte Auge als für das linke (l. c. S. 613). Das erstere erklärt sich nach dem Gesagten sehr einfach. Die Augenbewegung war der Drehung der Scheibe entgegengerichtet. Es musste somit eine um so grössere Strecke auf der Netzhaut erregt werden, also auch um so breitere Bilder erscheinen, je schneller die Bewegung

1) In derselben sind die Hinweise auf die vorangehenden Seiten leider fast alle unrichtig, da die Seitenzahlen in der Correctur andere waren.

stattfand. Folglich deutet das Ergebniss des Versuches darauf hin, dass die Innenwendung des rechten Auges schneller ist, als die Aussenwendung des linken. Die Blickwendung nach rechts war der Drehung der Scheibe gleich gerichtet. Die Bilder mussten hier um so schmäler ausfallen, je mehr Geschwindigkeit von Auge und Scheibe übereinstimmten. War dies vollständig der Fall, so wurden, sobald der Spalt in dem Auschnitte sichtbar war, während der ganzen Erregungsdauer nur dieselben Netzhauttheile getroffen, und die Nachbilder konnten daher auch nur die Breite des Spaltes haben. Eine merkliche Verbreiterung war nur möglich, wenn die Augenbewegung schneller oder langsamer war als die der Scheibe. Aus dem Ergebnisse des Versuches war also nicht ohne Weiteres ersichtlich, ob die Aussendrehung des rechten Auges schneller oder langsamer erfolgt als die Innenwendung des linken. So viel liess sich nur mit Gewissheit sagen, dass die Bewegung desjenigen Auges, welches die schmalsten Bilder aufwies, am besten mit der der Scheibe übereinstimmen, die des anderen, dem die breiteren Bilder entsprachen, dagegen in der einen oder anderen Richtung davon abweichen musste. Indessen wir haben noch andere Zeichen, nach denen wir die Geschwindigkeit schätzen können, sobald wir nicht nur die einzelne Figur betrachten, sondern die gegenseitigen Verhältnisse der in einer langen Reihe sich zeigenden Nachbilder. Der schnelleren Bewegung müssen grössere Abstände und eine geringere Zahl der Nachbilder entsprechen, der langsameren umgekehrt. Ein genaues Messen der ersteren, oder Zählen der letzteren ist hierbei nicht erforderlich, da es sich ja nicht um absolute Werthe handelt, sondern nur um einen Vergleich, der auch ohne besondere Hülfsmittel gelingt, da die Unterschiede auf den ersten Blick unverkennbar sind. Hier zeigt sich nun, dass die Innenwendung thatsächlich auch beim Blick nach rechts die bevorzugtere ist, und muss daher die grössere Breite der einzelnen Figur bei Aussenwendung des rechten Auges auch in dem Sinne gedeutet werden, dass die Bewegung in Bezug auf die der Scheibe langsamer erfolgt, als die gleichgerichtete des linken Auges. Eine sehr einfache Controle würde darin bestehen, dass man den Versuch am unteren Theile des verticalen Durchmessers der Scheibe wiederholte. Hier würde nunmehr die Blickwendung nach rechts der Drehung entgegengerichtet sein und müsste sich das Ueberwiegen der Geschwindigkeit in der einen oder anderen Richtung, ebenso wie am oberen Ende des senkrechten Durchmessers für die

Linkswendung, durch eine grössere Breite der Bilder zu erkennen geben. Dieser Versuch war an dem von mir benutzten Apparate nicht ausführbar, da dieser Theil des verticalen Durchmessers durch das Gestell des Uhrwerkes verdeckt wurde und daher das Licht der Lampe nicht durch die Oeffnung des Episkotister hindurchfallen konnte. Indessen liess sich dasselbe erreichen durch eine Uwendung des Apparates, wonach sich also die Scheibe der Richtung des Uhrzeigers entgegen bewegte. Jetzt musste bei Rechtswendung die grössere Schnelligkeit der Bewegung der grösseren Breite der Figur entsprechen, und fand sich auch auf diese Weise, dass die Aussenwendung des rechten Auges langsamer erfolgt, als die Innenwendung des linken. Der Internus eines jeden Auges überwiegt also stets den associirten Externus, nicht nur in Bezug auf die absolute Kraftleistung, indem er bekanntlich stärkere Prismen überwindet, sondern auch durch die Schnelligkeit, mit welcher er die Bewegung ausführt. Ebenso erweist sich der Internus jedes einzelnen Auges schneller in seiner Arbeitsleistung als der Externus desselben, und zwar tritt dieser Unterschied besonders deutlich am linken Auge hervor. Ich glaubte ferner schon bei jenen Beobachtungen gefunden zu haben, dass wenn man die associirten Muskelpaare betrachtet, die Energie der Rechtswendung erheblicher ist, als die der Linkswendung, insofern der rechte Externus den linken Externus und der linke Internus den rechten Internus überwiegt.

2. Am horizontalen Durchmesser der Scheibe finden dieselben Verschiedenheiten ihren Ausdruck in der stärkeren Neigung. Durch die letztere wird auch ein scheinbarer Unterschied in der Breite bedingt, wie l. c. näher ausgeführt. Je schiefere nämlich die Stellung ist, um so mehr wird die Figur in ihrem längsten Durchmesser, da ihre Höhe sich nicht ändert, ausgezogen, und durch das Ueberwiegen des Längsdurchmessers über den queren erscheint sie verschmälert. Im Uebrigen entsprechen die Beobachtungen am horizontalen Durchmesser der Scheibe den oben erörterten Unterschieden in der Schnelligkeit der Bewegung.

Auf die Versuche mit breiterem Spalte, welche ausser der Neigung eine Verbreiterung der Figur ergeben, will ich hier nicht näher eingehen, weil sie das Gesagte lediglich bestätigen, und darf ich auf die betreffende Arbeit verweisen.

3. Nicht nur für die seitliche, sondern auch für die senkrechte Blickbewegung treten solche Unterschiede hervor. Für diese ist am

horizontalen Durchmesser die Drehung der Scheibe entsprechend derjenigen des senkrechten Durchmessers bei horizontaler Blickrichtung. Wir werden daher an ersterem die Verbreiterung bzw. Verschmälerung, an letzterem die Neigung hauptsächlich hervortreten sehen. Die Verschiebung am senkrechten Durchmesser der Scheibe muss, bei der angenommenen Drehungsrichtung derselben, die linke Seite der Figur betreffen, da diese zuerst beleuchtet wird. Es zeigt sich nun, dass diese Verschiebung stärker ist beim Blicke nach oben, als nach unten, wodurch die l. c. näher beschriebenen Gestaltveränderungen der Bilder auftreten. Dem entsprechend sind die Abstände im ersteren Falle grösser, die Zahl der Bilder kleiner. Am horizontalen Durchmesser müssen für jedes Auge auf der linken Seite der Scheibe die Bilder beim Blicke nach oben schmaler erscheinen, als beim Blicke nach unten, weil in dem ersten Falle die Bewegung der Scheibendrehung gleich gerichtet ist, im anderen entgegengesetzt. Auf der rechten Seite gilt für den Blick nach oben dasselbe, wie links für den Blick nach unten und umgekehrt, da ja die Drehungsrichtung der Scheibe der der linken Seite entgegnläuft. Wir müssten also, wenn die Hebung und Senkung mit gleicher Schnelligkeit erfolgt, links für die Hebung dieselben Bilder bekommen, wie rechts für die Senkung u. s. w. Es zeigt sich aber, dass links beim Blicke nach oben die Bilder bedeutend schmaler erscheinen wie rechts beim Blicke nach unten, und zwar für jedes Auge. Dies kann hinsichtlich der letzteren Bewegung, wie oben in Bezug auf den verticalen Durchmesser ausgeführt, eine grössere Schnelligkeit oder Langsamkeit beweisen. Dass Letzteres vorliegt, ergibt sich, ausser der Zahl der Bilder und der Grösse der Abstände, auch aus der Umkehr der Blickrichtung in Bezug auf die Scheibenbewegung. Auf der rechten Seite müssen wir nämlich beim Blicke nach oben, also entgegen der Drehung, eine Verbreiterung der Bilder erhalten, links beim Blicke nach unten. Das Maass dieser Verbreiterung ist aber auch keineswegs gleich, sondern rechts bei Hebung viel stärker, als links bei Senkung. Es beweist dies also auch die grössere Energie der Aufwärtsdrehung.

Dies sind die wesentlichen Ergebnisse jener Arbeit bezüglich der Schnelligkeit der Augenbewegungen, und da dieselben dort eingehend beschrieben und durch Zeichnungen erläutert sind, glaube ich auf eine ausführlichere Erörterung verzichten zu können. Zweck der vorliegenden Untersuchung ist nun, den Versuch zu machen,

die Geschwindigkeit der Augenbewegung direct zu messen und den bereits gefundenen Unterschieden in der Schnelligkeit der Augenbewegung einen numerischen Ausdruck zu geben. Aus dem Gesagten ergeben sich verschiedene Möglichkeiten, zum Ziele zu gelangen, und zwar mit der Aussicht auf eine grössere Genauigkeit, als sie die von Lamansky gewählte Methode des Zählens der Nachbilder auf relativ kleinen Strecken bietet. Man könnte versuchen, die Breite der Nachbilder am verticalen Durchmesser durch eine geeignete Vorrichtung direct zu messen. Indessen hätte es sich hier nur um kleine und dadurch unsichere Werthe handeln können, da eine Genauigkeit bis auf Bruchtheile von Millimetern wohl nicht zu erreichen ist; auch würden sich die unvermeidlichen, kleinen Fehler bei Uebertragung der Ergebnisse auf die ganze Strecke wieder in unberechenbarer Weise vervielfältigt haben. Dagegen bot die Benutzung der Neigung am horizontalen Durchmesser eine bessere Aussicht. Dieselbe konnte durch eine entsprechende Verlängerung der Figur und die hierdurch bedingte Vergrösserung des Zeitintervalles zwischen Aufhellung des oberen und unteren Abschnittes so weit gesteigert werden, als es die Dimensionen der Scheibe und die Rücksicht auf die verschiedenen Geschwindigkeitsgrade der Spaltbewegung in den einzelnen Theilen der Figur (s. u.) zuliessen, jedenfalls in dem Maasse, dass sie mit aller für die Messung wünschenswerthen Deutlichkeit hervortrat. Um alle Verbreiterungen des Bildes, welche den Eindruck verwirren konnten, zu vermeiden, brauchte nur der Spalt des Episkotister so weit verengert zu werden, dass eine Verbreitung des Reizes auf der Netzhaut in der Richtung der Augenbewegung, durch die kurze Dauer der der Spaltbreite entsprechenden Erregung ausgeschlossen war. Somit erschien als bestes Beobachtungsobject eine möglichst scharfe und schmale Linie, deren Neigung an einer passenden Vorrichtung abgelesen werden konnte. Der Unterschied der Verschiebung des oberen Endes gegen das untere entsprach dem Wege, den das Auge in derselben Zeit zurücklegte, welche der leuchtende Spalt brauchte, um die Linie von oben bis unten zu durchlaufen, wobei diese, in Folge der Dauer des Nachbildes in unterbrochener Helligkeit sichtbar war. Aus der bekannten Umdrehungsgeschwindigkeit der Scheibe und der Länge der Linie, war die Zeit des Aufleuchtens derselben zu berechnen. Während derselben Zeit legte das Auge die Strecke zurück, welche in der Neigung der Linie ihren Ausdruck fand, und da die Länge des ent-

sprechenden Netzhautbildes aus dem bekannten Abstände des Spaltes vom Auge leicht zu finden war, so waren die Daten für die Berechnung der Schnelligkeit der Bewegung gegeben.

Nach vielfachen Versuchen wurde folgende Anordnung gewählt. Vor einer, durch eine Milchglasglocke gedeckten Petroleumflamme (gewöhnlicher Rundbrenner von 25 mm Durchmesser) befand sich der Episkotister, vor diesem ein schwarzer Schirm, in dessen Mitte ein drehbarer Spalt angebracht war von 23,5 mm¹⁾ Länge und 0,5 mm Breite. Das Maass der Drehung konnte an einer Gradeintheilung abgelesen werden. Vor diesem Schirme wurde ein Perimeter aufgestellt und an demselben diejenigen Stellen markirt, bis zu denen die Augenbewegung stattfinden sollte. Der Schirm wurde immer so angebracht, dass der Spalt sich auf der rechten Seite der Scheibe befand, und dass seine Mitte der Höhe der Drehungsachse des Episkotister entsprach. Der Spalt musste also aufleuchten in der Richtung von oben nach unten, und erschien somit bei horizontalen Augenbewegungen das obere Ende in der Blickrichtung verschoben. Um die Verbreiterung des Spaltbildes zu vermeiden, mussten die Oeffnungen des Episkotister möglichst eng bleiben, was anderseits wieder seine untere Grenze dadurch fand, dass bei allzufeinen Oeffnungen die Beleuchtung des Spaltes zu schwach, und hier durch die Lebhaftigkeit des Nachbildes beeinträchtigt wurde. Durch den Versuch ward festgestellt, dass eine Oeffnung von 2,5° den gewünschten Bedingungen entsprach. Stand nun z. B. der Spalt senkrecht, so erschien er bei den entsprechenden Augenbewegungen nach rechts oder links geneigt. Der Grad dieser Neigung war nicht unmittelbar zu messen wegen der kurzen Dauer des Nachbildes, wohl aber liess sich ohne Schwierigkeit feststellen, wie weit der Spalt von der Ausgangsstellung nach rechts oder links geneigt sein musste, um beim Blicke nach links bzw. rechts im Nachbilde wieder senkrecht zu erscheinen, und wurde er also so lange nach der einen oder anderen Richtung gedreht, bis dieses der Fall war. Zur Feststellung dieses Zeitpunktes musste eine senkrechte Linie vorhanden sein, mit welcher das Nachbild verglichen werden konnte. Zu dem Zwecke war möglichst dicht neben dem Spalte ein weisser, unten beschwerter Faden aufgehängt, und hatte es bei geeigneter Versuchsanordnung keine Schwierigkeit, die

1) Derselbe sollte eigentlich 25 mm lang sein, war aber etwas zu kurz ausgefallen.

Spaltbilder in so unmittelbare Nähe desselben zu bringen, dass ein Vergleich möglich war. Sollte die senkrechte Blickrichtung untersucht werden, so wurde die Lage des Spaltes so verändert, dass er bei Einstellung auf den Nullpunkt der Gradeintheilung horizontal war, und wurde eine genau horizontal verlaufende, weisse Linie über, bezw. unter ihm auf dem schwarzen Schirme angebracht.

Durch den letzteren waren Episkotister und Lampe vollständig verdeckt. Das Zimmer war verdunkelt, und genügte das von der Lampe ausgehende diffuse Licht, diejenige schwache Erhellung hervorzurufen, welche nothwendig war für das Erkennen des weissen Fadens, der sich auf dem Hintergrunde des schwarzen Schirmes scharf abhob. Um alle sonst im Gesichtskreise etwa noch befindlichen Objecte abzublenzen, waren auf dem Perimeterbogen geeignete Schutzvorrichtungen von schwarzer Pappe angebracht. Die Stellung des Auges am Perimeter war durch Zahn Brett und Stütze für den unteren Orbitalrand gesichert, in der Weise, dass dasselbe sich in gleicher Höhe befand mit dem Mittelpunkte des Spaltes. Die Spitzen der am Perimeterbogen angebrachten Marken, welche die Grenzen für die Augenbewegung angaben, lagen in der gleichen Ebene.

Da ich in den früheren Versuchen bereits Beobachtungen gemacht hatte, welche darauf schliessen liessen, dass die Geschwindigkeit nicht an allen Stellen der Bewegungsbahn die gleiche ist, so war es nicht gleichgültig, an welchem Punkte derselben diese gemessen wurde, vielmehr schien es wünschenswerth, verschiedene Strecken zu untersuchen. Zunächst wurde für jede Richtung die Schnelligkeit in der Mitte der Bahn festgestellt. Die Gesamtexcursionsfähigkeit des Auges beträgt nach den bekannten Angaben (Volkmann, Hering, Donders u. A.) in den Horizontalen etwa 80° , bei mir etwas mehr. Ich kann, ohne das Gefühl einer Anstrengung zu haben, jedes Auge nach innen um etwa 50° , nach aussen um etwa 40° drehen. Diese beiden Stellen wurden daher am Perimeter bezeichnet. In derselben Weise wurden nach oben und unten die Bewegungsgrenzen festgestellt, welche ohne Schwierigkeit zu erreichen waren. Dieselben sind bei mir nach unten ca. 45° , nach oben ca. 35° . Führt man nun die Bewegung von einem Punkte zum anderen möglichst schnell aus, so erscheint sehr deutlich eine lange Reihe von neben einander stehenden Nachbildern des Spaltes, welcher in der Mitte der Bewegungsstrecke liegt. Indessen erhält man hierbei kein deutliches Bild des neben dem Spalte hängenden Fadens, da die

durch denselben hervorgerufene Erregung zu schwach ist, um bei ihrer durch die rasche Bewegung nur kurzen Dauer eine deutliche Wahrnehmung hervorzurufen. Wäre diese indessen stärker, so würde sie sich über die ganze Strecke verbreiten und hierdurch die Beobachtung stören. Aus diesem Grunde wurde die Bewegung in der Nähe des Fadens, also in der Mitte der Bahn gehemmt, d. h. also, die Blickwendung erfolgte von den Marken am Perimeter bis zum Spalte. Alsdann erschien das im letzten Augenblicke etwas excentrisch auftauchende Bild des Fadens deutlich genug, um mit den in seiner unmittelbaren Nähe liegenden Spaltbildern verglichen werden zu können. Erfolgt die Augendrehung von rechts nach links auf den Spalt zu, so erscheinen die Nachbilder desselben auf seiner linken Seite. Der Faden wurde also auch in diesem Falle links vom Spalte aufgehängt, nach rechts, wenn die Drehung in umgekehrter Richtung stattfinden sollte. In dieser Weise wurden 5—6 möglichst schnelle Bewegungen ausgeführt und diejenige Richtung des Spaltes bestimmt, bei welcher er, mit dem Faden verglichen, senkrecht erschien. Dabei treten mitunter Schwankungen ein, indem nicht alle Contractionen an Schnelligkeit gleich sind. Es wurde daher immer diejenige Neigung als endgültige notirt, welche dem grössten erreichbaren Winkel entsprach. Die Dauer der einzelnen Sitzungen betrug etwa 20 Minuten, und wurde nach jeder Einstellung eine Pause von mehreren Minuten gemacht. Jedenfalls trat niemals ein Ermüdungsgefühl in den Augen ein. Für jede Drehungsrichtung ist das Mittel von 10 in obiger Weise gefundenen Zahlen genommen und in der unten folgenden Tabelle A wiedergegeben. Die Versuche sind sehr häufig nachgeprüft und bieten auch die später folgenden, welche die Anfangs- und Endgeschwindigkeit betreffen, eine gewisse Controle, da wesentliche Beobachtungsfehler hierbei hätten zu Tage treten müssen.

Dass die gefundenen Zahlen sich nicht änderten, wenn die ganze Strecke von 90° durchlaufen wurde, zeigte sich, wenn die Neigung des Spaltes, den gefundenen Mittelzahlen entsprechend, eingestellt und alsdann die ganze Bewegung ausgeführt wurde. War die Neigung zu gering, so mussten die Nachbilder eine der Bewegung gleich gerichtete Schiefheit zeigen, im anderen Falle umgekehrt. That- sächlich erhielt man aber den Eindruck, dass sie, abgesehen von den beiden Enden (s. u.), senkrecht standen; und erwies sich die Schätzung als eine ziemlich scharfe, da eine Veränderung der Spaltneigung um

einen Grad nach der einen oder anderen Richtung, auch ohne den Vergleich mit dem Faden, welcher, wie oben gesagt, in diesem Falle nicht möglich war, schon deutlich eine Schiefstellung erkennen liess. Wir können somit die für die Mitte der Bahn gefundene Schnelligkeit als die grösste erreichbare der ganzen Strecke ansehen.

Hierbei trat eine Erscheinung auf, welche bei mässiger Neigung des Spaltes zwar nur eben angedeutet war, bei stärkerer aber immer mehr zu Tage trat und schliesslich die Beobachtung würde gestört haben, wenn solche höheren Grade von Neigung bei unseren Versuchen überhaupt wären erforderlich gewesen. Dieselbe bestand darin, dass die Nachbilder des Spaltes nicht geradlinig waren, wie dieser selbst, sondern sich nach bestimmten Richtungen krümmten. Diese Veränderungen sind abhängig von der Stellung des Spaltes vor dem Schirme, der Richtung seiner Neigung und der Richtung der Bewegung. Dagegen treten sie nicht auf, wenn der Spalt senkrecht bzw. wagerecht steht und die Bewegung des Auges in schräger Richtung gegen denselben stattfindet. Auf der rechten Seite der Scheibe zeigen sich die Krümmungen in der Weise, dass bei Rechtsneigung des Spaltes und Drehung des Auges nach links die Nachbilder nach rechts concav werden, beim Blicke nach rechts umgekehrt. Ist der Spalt nach links geneigt, so tritt beim Blicke nach rechts Concavität nach rechts auf, beim Blicke nach links umgekehrt. Auf der linken Seite der Scheibe ist das untere Ende dasjenige, welches sich zu verschieben scheint, und es zeigt sich, dass bei Neigung (des oberen Endes) und Augendrehung nach rechts, die Nachbilder nach links concav werden; bei derselben Neigung mit Drehung nach links aber umgekehrt. Bei Neigung und Drehung nach links, Concavität nach links, bei Drehung nach rechts, Concavität nach rechts. Auf dieser Seite der Scheibe haben wir also, kurz gesagt, jedes Mal Concavität nach links bei derjenigen Blickwendung, welche den geneigten Spalt aufrichtet, bei derjenigen, welche seine Neigung verstärkt, Concavität nach rechts. Auf der rechten Seite dagegen haben wir für die aufrichtende Bewegung Concavität nach rechts, für die entgegengesetzte umgekehrt.

Die Erklärung dürfte zu suchen sein in der verschiedenen Geschwindigkeit, mit welcher die Beleuchtung der einzelnen Abschnitte des Spaltes erfolgt. Da es sich um eine rotirende Scheibe handelt, in welcher sich die Licht spendende Linie befindet, so wird die Schnelligkeit der Bewegung zunehmen müssen, je weiter die leuch-

tenden Punkte von der Drehungsachse entfernt sind. Schon bei senkrecht stehendem Spalte ist die Schnelligkeit der Bewegung in den einzelnen Theilen desselben nicht gleich. Bei dieser Stellung bildet derselbe die Tangente desjenigen Kreises, dessen Radius gleich ist dem Abstände der Drehungsachse vom Mittelpunkte des Spaltes. In seiner Projection auf die Scheibe liegen also die beiden Enden weiter nach der Peripherie als die Mitte, und ist also auch die Geschwindigkeit an den beiden ersteren Stellen grösser als an der letzteren. An den Enden selbst muss sie aber übereinstimmen, da deren Abstände vom Centrum die gleichen sind, und entspricht die Geschwindigkeit der Bewegung von dem oberen Endpunkte bis zur Mitte derjenigen von der Mitte bis zum unteren Endpunkte, nur dass sie in der einen Richtung ab-, in der anderen aber in gleichem Maasse wieder zunimmt. Bei jeder Schiefstellung des Spaltes muss sich dies Verhältniss ändern. Je mehr das obere Ende sich nach aussen neigt, wird auf der rechten Seite der Scheibe die Geschwindigkeit der Aufhellung in der Richtung von oben nach unten abnehmen, auf der linken Seite in der Richtung von unten nach oben zunehmen, weil in jedem Falle die Projection des oberen Endes am weitesten nach der Peripherie liegt, und in dem ersteren die Bewegung am oberen, in dem letzteren am unteren Ende beginnt. Steht der Spalt umgekehrt, also mit dem oberen Ende nach innen geneigt, so ist das Gegentheil der Fall; somit vermehrt sich rechts die Geschwindigkeit der leuchtenden Linie in der Richtung von oben nach unten, während links, wo sie den umgekehrten Weg nimmt, die Bewegung sich von einem zum anderen Ende verlangsamt. Mit Hülfe der Fig. 1, in welcher die ausgezogenen Linien die erstere, die punktirten die letztere Stellung bezeichnen, kann man sich diese Verhältnisse leicht klar machen. Nun wissen wir, dass der Grad der Verschiebung der beleuchteten Theile im Nachbilde abhängt von der Schnelligkeit, mit welcher die Aufhellung erfolgt. Je grösser diese ist, um so geringer die Verschiebung, weil die Zeit, welche dem Auge für die Ausführung der Bewegung gegeben, um so kleiner ist. Es muss also der Grad der Verschiebung im oberen Theile des Spaltes ein anderer sein als im unteren, sobald der Unterschied in der Schnelligkeit der Bewegung gross genug wird, um die Veränderungen des Bildes hervortreten zu lassen.

Sehen wir uns daraufhin die obigen experimentellen Feststellungen an und wählen gleich das erste Beispiel. Auf der rechten

Seite der Scheibe zeigten sich bei Rechtsneigung des Spaltes und Linkswendung des Auges die Bilder concav nach rechts; in diesem Falle nimmt die Schnelligkeit der Aufhellung ab vom oberen peripher gestellten Ende zu dem unteren, dem Centrum zugewendeten. Die Verschiebung in der Blickrichtung muss also auch von oben nach unten zunehmen. Denken wir uns den Spalt in einzelne kleine Linien getheilt — Fig. 2 —, so wird, wenn die Neigung der oberen Enden derselben in der Blickrichtung allmählig von oben nach unten stärker wird, nothwendig eine nach links convexe Linie zu

Fig. 1.

Fig. 2.

Stande kommen müssen. Die Krümmung beruht also darauf, dass die Verschiebung in der Blickrichtung im unteren Theile stärker ist als im oberen, und zwar verschiebt sich immer jeder höher gelegene Punkt, als der zuerst erhellte, gegen den tiefer liegenden. Die Biegung muss natürlich eine ganz allmähliche sein, da plötzliche Aenderungen der Schnelligkeit an keinem Punkte stattfinden. Dasselbe lässt sich für jeden anderen Fall in gleicher Weise erläutern, unter Berücksichtigung des Umstandes, dass auf der linken Seite der Scheibe die Aufhellung in der Richtung von unten nach oben erfolgt, also auch das untere Ende sich gegen das obere verschiebt. Hieraus ergibt sich auch, wesshalb diese Krümmung erst bei stärkerer Neigung des Spaltes hervortritt (bei der Umlaufgeschwindigkeit meiner Scheibe und den übrigen Versuchsbedingungen erst von etwa 25° ab). Der Unterschied der Geschwindigkeit in der oberen und

unteren Hälfte wächst eben mit zunehmender Neigung, je weiter also die Projection des einen Endes nach der Peripherie, die des anderen nach dem Centrum rückt, und zwar zu Gunsten des nach aussen gestellten Endes. Der Grad der Verschiebung verhält sich umgekehrt.

Sind nun in der oben angegebenen Weise die Durchschnittswerthe der Neigung für die verschiedenen Blickbewegungen gefunden, so ergibt sich die Berechnung der Schnelligkeit aus folgender Con-

Fig. 8.

struction. In Figur 3 sei o der Mittelpunkt der Scheibe, die Linie ab entspreche der schiefen Stellung des Spaltes, die Linie ac der senkrechten des Nachbildes, dann ist die Strecke $bd =$ der Grösse der Verschiebung, welche das obere Ende gegen das untere erfahren hat in derjenigen Zeit, welche erforderlich war, um den Spalt von oben bis unten zu beleuchten. Diese letztere lässt sich berechnen aus der Umdrehungsgeschwindigkeit der ganzen Scheibe, welche durch kleine Beschwerung mittelst aufgeklebter Gegenstände resp. Erleichterung und Verkleinerung derselben innerhalb gewisser Grenzen leicht zu reguliren und auf eine bestimmte Zahl zu bringen

ist: Sie betrug in meinen Versuchen 18 Umdrehungen in der Secunde. Es liess sich somit auch für jeden beliebigen Punkt der Scheibe die Schnelligkeit seiner Bewegung berechnen aus dem Umfange desjenigen Kreises, auf welchem der betreffende Punkt lag. Die Formel $2\pi r$ ergab die Länge dieses Umfanges und wurde diese Strecke einmal durchlaufen in $\frac{1}{18}$ ". Der Spalt war so vor der Scheibe aufgestellt, dass der Mittelpunkt seiner Projection auf die Scheibe von dem Mittelpunkte dieser, mit welchem er in derselben wagerechten Linie lag, 3,5 cm entfernt war. Die Aufhellung des Spaltes erfolgt durch die leuchtende Linie des Episkotister, deren Lage durch oi angedeutet sein soll. Der ganze Spalt wird also aufgehellt in derselben Zeit, während welcher jene Linie den Bogen iek durchläuft, welcher begrenzt wird durch die die beiden Enden des Spaltes a und b mit dem Mittelpunkte verbindenden Linien. Die Geschwindigkeit in der Linie ab ist natürlich nicht in allen Theilen gleich, sondern ändert sich fortwährend, wie oben näher ausgeführt, indem sie vom oberen Ende nach dem unteren, je nach der Neigung des Spaltes zu- oder abnimmt. Die Gesamtdauer der Aufhellung wird aber übereinstimmen müssen mit derjenigen Zeit, welche die Zurücklegung der Strecke iek beansprucht. Diese ist zu finden in folgender Weise. In dem Dreiecke oea sind bekannt die Seiten eo und ea nebst dem eingeschlossenen Winkel oea ($= R + bad$). Nach bekannten trigonometrischen Formeln lassen sich hieraus die übrigen Stücke des Dreiecks berechnen; dessgleichen die des Dreiecks boe , in welchem ebenfalls die Seiten oe und ab mit dem eingeschlossenen Winkel bekannt sind. Die Summe der beiden Winkel bei o bildet den Centriwinkel zu dem Bogen iek , dessen Länge somit ebenfalls gegeben ist. Da wir wissen, innerhalb welcher Zeit der ganze Kreis durchlaufen wird, so finden wir auch die Dauer der Bewegung innerhalb der berechneten Bogenstrecke iek , und somit diejenige Zeit, welche erforderlich ist, um den Spalt ba in seiner ganzen Länge aufzuhellen. Während dieses selbigen Zeitintervalles hat das Auge eine Bewegung ausgeführt, welche eine Verschiebung des oberen Spaltendes gegen das untere hervorgerufen hat, deren Länge im Nachbilde durch die Linie bd ausgedrückt ist. Diese ist zu finden nach der Formel $bd = ab \times \sin bad$. Da die Entfernung des Auges von dem leuchtenden Spalte bekannt, so ergibt sich aus bd auch die Grösse des Netzhautbildes, welches, da die Intermissionen sehr häufig und

daher die einzelnen Strecken, welche der Linie bd auf der Netzhaut entsprechen, sehr klein sind, als geradlinig angesehen werden kann. Wir wissen somit, einer wie langen Zeit das Auge bedurfte, um die gedachte Verschiebung auszuführen, und können den gefundenen Werth auf die Zeiteinheit umrechnen.

Tabelle A.

	Drehung nach	Neigung in Graden	V. in 1" = mm
L. A. {	aussen . . .	21,5	68,052
	innen . . .	27,4	88,233
R. A. {	aussen . . .	23,6	75,386
	innen . . .	25,8	83,078
	oben	24,6	79,225
	unten . . .	22,7	72,004

Die Ergebnisse sind in Tabelle A zusammengestellt. Der erste und zweite Stab bedürfen keiner näheren Erläuterung. Für die Bewegung nach oben bezw. unten fand sich auf beiden Augen kein wesentlicher Unterschied, und ist daher jedes Mal nur ein Werth angegeben. Im dritten Stabe ist die Geschwindigkeit (V) ausgedrückt durch die Strecke (in Millimetern), welche das Auge in der Zeiteinheit zurücklegen würde.

Als eine Fehlerquelle hatte ich bei der Methode von Lamansky den Umstand angesehen, dass die gewählten Strecken verhältnissmässig klein sind, und daher etwaige Ungenauigkeiten in der Bestimmung relativ gross werden müssen. Man könnte also einwenden, dass die Strecken, welche bei mir die Grundlagen der Berechnung bilden, noch viel kleiner sind, da sie dem jedesmaligen Netzhautbilde von db entsprechen. Indessen besteht der Unterschied, dass auf diesen Strecken keine Zählung stattfindet, welche mehr oder weniger ungenau ausfallen muss (s. o.), sondern als Maassstab die Winkelneigung dient, welche mit Hülfe der weissen Linie sehr scharf eingestellt werden kann. Ferner bleibt die Bewegung durchaus nicht auf diese kleinen Excursionen beschränkt, und zeigt daher die Spaltneigung nicht nur die Geschwindigkeit in den einzelnen Bruchstücken, sondern die der ganzen Bahn entsprechende an, wie auch der oben angeführte Controlversuch beweist.

Aus der Tabelle ergibt sich, dass die Schnelligkeit der Bewegung in verschiedenen Richtungen durchaus nicht gleich ist. Am

meisten bevorzugt sind die beiden Interni, entsprechend ihren anatomischen Verhältnissen und ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit in der Ueberwindung von Prismen. Abgesehen hiervon überwiegt die Rechtsdrehung die Linksdrehung, denn beim linken Internus ist die Geschwindigkeit grösser als beim rechten, beim rechten Externus grösser als beim linken. Diese Ergebnisse bestätigen die Schlüsse, welche ich schon aus meinen früheren Versuchen gezogen hatte aus den Breitenverhältnissen der Nachbilder, der Grösse der Abstände etc. Ob meine Vermuthung, dass das Ueberwiegen des nach rechts wirkenden Muskelpaares auf der Innervation durch die linke Hirnhälfte beruht, also aus denselben Ursachen zu erklären ist, wie das allgemeine Ueberwiegen der rechten Körperhälfte über die linke muss dahingestellt bleiben, solange nicht durch weitere Versuche erwiesen ist, dass dies Verhalten der allgemeinen Regel entspricht und nicht individuell ist. Die grössere Schnelligkeit der Aufwärts- gegenüber der Abwärtsdrehung war mir ebenfalls schon früher aufgefallen und bestätigt sich vollkommen in den angeführten Zahlen. Dies steht also nicht im Einklange mit der absolut grösseren Bewegungsfähigkeit nach unten, sowie mit dem stärkeren Querschnitte des inferior. Ich halte aber bei meinen Augen durch die Häufigkeit der Prüfungen jeden Irrthum für ausgeschlossen. Abgesehen davon, dass die grosse Zahl der Einzeluntersuchungen eine Gewähr gegen zufällige Befunde bietet, kann man sich auch unmittelbar davon überzeugen, dass solche Unterschiede bestehen. Stellt man z. B. den Spalt auf den für den linken Internus gefundenen Mittelwerth, so hat es bei Rechtsdrehung des linken Auges keine Schwierigkeit, ein senkrecht stehendes Nachbild zu erzielen. Dies gelingt aber, trotz aller Anstrengung, nicht bei Rechtsdrehung des rechten Auges, und in analoger Weise kann man für die anderen Muskeln die Unterschiede feststellen.

Von besonderem Interesse ist die Frage, wie der Ausgleich in dem Zusammenwirken eines associirten Muskelpaares erfolgt. Die Innenwendung jedes Auges ist bekanntlich ausgiebiger als die Aussenwendung des anderen. Denken wir uns eine Stellung vor dem Perimeterbogen, in welcher der Mittelpunkt desselben dem Mittelpunkte der Verbindungslinie der Drehpunkte beider Augen entspricht, so wird, wenn wir den fixirten Gegenstand am Perimeter entlang schieben, die Drehung für jedes Auge immer die gleiche sein, sowohl nach der einen, wie nach der anderen Seite. Sobald der Fixirpunkt

nicht mehr beiden Augen erreichbar ist, sondern für das eine hinter dem Nasenrücken verschwindet, hört das Interesse für eine vollkommene Gleichmässigkeit der Bewegung auf, die aber bis zu diesem Punkte, falls nicht Störungen des binoculären Sehens auftreten sollen, unter den angegebenen Versuchsbedingungen nothwendig vorhanden sein muss. Die Association ist also in diesem Falle eine ebenso vollkommene, wie wenn mit parallelen Blicklinien Seitenwendungen ausgeführt werden. Diese genaue Uebereinstimmung der Bewegungen kann aber sehr leicht gelöst werden, wenn es sich nicht mehr um reine Seitenbewegungen handelt, sondern gleichzeitig der Abstand des Objectes sich ändert. In diesem Falle kann sowohl die Bewegung des sich nach innen wendenden Auges grösser werden, als auch die des anderen. Wäre diese Unabhängigkeit nicht vorhanden, so würden Seitenbewegungen, welche mit einer Aenderung der Convergenz verbunden sind, überhaupt nicht möglich sein. Hier kann sogar der Fall eintreten, dass das eine Auge sich allein bewegt, während das andere die Richtung seiner Blicklinie nicht verändert, nämlich dann, wenn der fixirte Gegenstand in der Blicklinie eines Auges genähert oder entfernt wird. Wir wissen, dass auch in diesem Falle die Muskeln des unbewegten Auges keineswegs in Ruhe sind, sondern dass sich lebhafte Innervationsvorgänge an ihnen abspielen. Der Convergenzimpuls wird hier nur durch den Impuls zur seitlichen Drehung aufgehoben, und indem beide sich das Gleichgewicht halten, bleibt die Stellung unverändert. Dass eine solche Innervation stattfindet, beweisen die dem Convergenzimpulse entsprechenden Veränderungen der Pupillenweite, sowie die kleinen Rollungen um die Blicklinie, auf welche Hering aufmerksam gemacht hat. Hieraus folgt, dass die Augenmuskeln von der Schnelligkeit der Contraction, deren sie fähig sind, nur einen sehr bedingten Gebrauch machen, und dass die für das einzelne Auge gefundenen Verhältnisse bei den binoculären Bewegungen die verschiedensten Aenderungen erfahren.

Nehmen wir nun den Fall, die Drehung beider Augen fände nicht in der Weise statt, dass ihre Blicklinien einem langsam bewegten Gegenstande folgen, sondern so, dass sie sich schnell von irgend einem Punkte des Raumes zu einem seitlich gelegenen wenden, so besteht während dieser Drehung kein Bedürfniss für die Beibehaltung einer gleichmässigen Geschwindigkeit, da das Interesse nicht vorhanden ist, die auf der Strecke gelegenen Gegenstände, welchen sich die Aufmerksamkeit gar nicht zuwendet, genau zu

gleicher Zeit mit der Blicklinie jedes Auges zu erreichen. Es wäre also denkbar, dass die Augen nicht im gleichen Momente ihre Drehung beendigten, sondern die Blicklinie des einen etwas schneller am Ziele einträfe als die des anderen, und hier erst durch kurze Einstellungsbewegungen die richtige Fixation wieder gewonnen würde. Während einer solchen schnellen Drehung ist es also kein unbedingtes Erforderniss im Interesse des Sehens, dass die Bewegung stets eine genau gleichmässige sein sollte, und könnten die Muskeln während dieser Zeit Drehungen von verschiedener Geschwindigkeit, ihren natürlichen Kraftverhältnissen und Innervationsimpulsen entsprechend, ausführen und erst am Ziele die Blicklinien wieder auf den gemeinsamen Fixirpunkt einstellen. Zeit dazu ist jedenfalls ausreichend vorhanden, denn man überzeugt sich leicht, dass nach Ausführung einer solchen Seitenwendung auf ein feines Object hin die Fixation nicht sofort eine ganz genaue ist. Nimmt man z. B. als Fixirobject einen feinen Punkt, den man sich darstellt mittelst Durchlöcherung eines gegen das Licht gehaltenen, schwarzen Cartons, und wendet die Augen aus einer beliebigen Stellung rasch auf diesen zu, so sieht man, dass bis zu der exacten Fixation immer eine gewisse Zeit vergeht, sowohl in Bezug auf die Convergenz, wie die Seitenwendung. Es wird dies besonders deutlich, wenn man vor das eine Auge ein rothes Glas hält. Alsdann sieht man fast bei jeder Einstellung, dass neben dem weissen Punkte zuerst ein rother sich zeigt und es erst einer kleinen Weile bedarf, bis beide verschmolzen sind. Dies beweist allerdings nur, dass die Blicklinien nicht sofort gerade auf diesen Punkt richtig eingestellt waren. Die Bewegung könnte trotzdem gleichmässig gewesen sein und nur das Ziel verfehlt haben.

Ein wirkliches Interesse, den Weg mit verschiedener Geschwindigkeit zu durchlaufen, tritt aber dann ein, wenn beide Augen die Grenzen ihrer ja verschieden langen Bahnen mit möglichster Geschwindigkeit erreichen wollen, welcher Fall aber wohl mehr bei experimentellen Untersuchungen, als beim sonstigen Gebrauche vorkommen dürfte. Hier kann von einem gewissen Punkte an ein binocularer Seheact überhaupt nicht mehr stattfinden, nämlich von derjenigen Stellung an, bei welcher die Blicklinie des nach innen gewendeten Auges durch die Nase aufgefangen wird. Wenn also schon innerhalb der Bahn bei raschen Drehungen die Nothwendigkeit eines genauen Zusammenwirkens nicht vorhanden ist, so wird dies erst recht nicht der Fall sein, wenn es sich darum handelt, End-

stellungen zu erreichen, in denen ein binoculäres Sehen gar nicht stattfinden kann. Unter diesen Umständen werden die Muskeln ihren natürlichen Impulsen folgen können, und haben sie auf diese Weise Gelegenheit, die Unterschiede in der Excursionsfähigkeit auszugleichen. Wenn ausserdem an irgend einem Punkte die Bewegung des Externus sich verlangsamt oder die des Internus sich beschleunigt, so werden um so mehr beide Augen zu gleicher Zeit den Endpunkt ihrer Bahn erreichen können.

Diese Verhältnisse sind schon von Graefe¹⁾ näher erörtert. Er betont, dass bei der einmal vorhandenen Verschiedenheit in der Ausgiebigkeit der Ein- und Auswärtswendung nur zwei Möglichkeiten gegeben sind. Entweder müssen die Bewegungsgrenzen jedes Auges nicht genau in demselben Zeitmomente erreicht werden, sondern die der Adduction etwas später als die der Abduction, oder die erstere muss sich schneller vollziehen als die letztere. Wie wir sahen, ist beides nur möglich, wenn ohne bestimmten Fixirpunkt beide Bewegungen bis zu den äussersten Grenzen ausgeführt werden, da nur dann die sonst zur Vermeidung der Diplopie bestehende Verbindung sich lockern kann. Graefe lässt es dahingestellt, welche von den beiden Möglichkeiten der Wirklichkeit entspricht. Offenbar wäre sowohl denkbar, dass der Ausgleich auf der ganzen Strecke allmählig stattfindet, entsprechend den verschiedenen Schnelligkeitsgraden, deren die Drehung nach den einzelnen Richtungen fähig ist, als auch zu erwägen, ob vielleicht gerade gegen das Ende hin (wo dies wegen der Unmöglichkeit des binoculären Sehens am wahrscheinlichsten ist) noch besondere Unterschiede in der Geschwindigkeit hervortreten.

In meinen früheren Versuchen waren schon einzelne Erscheinungen aufgefallen, welche darauf hindeuteten, dass Veränderungen in der Geschwindigkeit der Bewegung stattfinden. Solche könnten demnach für den Ausgleich eine wesentliche Rolle spielen, ohne dass damit aber der Beweis für das Nichtvorhandensein der anderen von Graefe hervorgehobenen Möglichkeit erbracht wäre. Eine Aenderung in der Drehungsgeschwindigkeit muss nicht nothwendig einen wirklichen Ausgleich für beide Bewegungen erzielen. Dieser Zweck wäre nur dann erreicht, wenn der Grad der Verlangsamung genau in richtigem Verhältnisse steht zu der geringeren Länge der Bahn, wofür der Beweis jedenfalls nicht leicht zu führen sein dürfte.

1) Graefe-Sämisch Bd. 6 S. 11 ff.

Die Thatsache der Verlangsamung an sich ist aber leicht zu constatiren. Die Bewegung ist durchaus nicht gleichmässig auf der ganzen Strecke, sondern nimmt für jede Richtung, wie wir sehen werden, in den Endstellungen wesentlich ab. Ganz besonders zeigt sich dies bei der Aussenwendung, also bei demjenigen Auge, welches die kürzere Strecke zurücklegt. Die diesbezügliche frühere Beobachtung bestand darin, dass gegen das Ende der Reihe die Nachbilder immer schmaler wurden, so dass die letzten nur noch etwa die halbe Breite der in der Mitte der Bahn beobachteten zu haben schienen (l. c. S. 627). Besonders deutlich zeigte sich dies, wenn man die Beleuchtungsdauer verlängerte durch Einstellung eines breiten Episkotisterspaltes und hierdurch auch die absolute Breite der Bilder vermehrte. Alsdann fielen die schmalen am Schlusse der Reihe gegen die breiten, vorhergehenden ganz besonders auf. Gleichzeitig mit den Bildern selbst verschmälern sich auch die Abstände, so dass sich jene gegen das Ende der Reihe immer mehr zusammendrängen. Ob bei Innenwendung eine solche Aenderung der Geschwindigkeit eintritt, konnte ich damals nicht feststellen, da die in Folge der grösseren Geschwindigkeit an sich kleinere Zahl der Bilder und die grösseren Abstände einen Vergleich an den einzelnen Theilen der Strecke erschwerten.

Unsere oben beschriebene Methode bietet uns nun die Möglichkeit, die Schnelligkeit der Bewegung an jeder beliebigen Stelle der Bahn zu messen. Es bedarf nur der Veränderung, dass die Blicklinie den Spalt und den neben demselben hängenden Faden nicht mehr in der Mitte der Bahn, sondern an dem zu untersuchenden Theile erreicht. Beides wurde also an dem letzten Ende der Bahn angebracht, die in diesem Falle die ganze Länge von 90° betragen sollte, welche mein Auge ohne Anstrengung durchlaufen kann. Sollte z. B. der rechte Externus untersucht werden, so befand sich Spalt mit Faden 35° nach aussen am Perimeter, während das Auge 45° nach innen gerichtet war und nun von diesem letzteren Punkte bis zum ersteren unter Benutzung der daselbst angebrachten Marken die Bewegung ausführte. Für die Innenwendung war das Verfahren mut. mut. dasselbe. Die Hebung und Senkung habe ich in dieser Weise nicht untersucht, weil mir die Vorrichtungen fehlten, um den Apparat an dem oberen oder unteren Perimeterbogen anzubringen und ich daher mit entsprechenden Kopfstellungen hätte nachhelfen müssen, welche auf die Dauer sehr unbequem sind und die Beobach-

tung erschweren. Zudem sind ja auch die Excursionen für die beteiligten Muskeln bei diesen Bewegungen beiderseits gleich, und besteht nicht die Frage, in welcher Weise ein Ausgleich stattfinden könnte. Die Ergebnisse sind in Tabelle B zusammengestellt, für deren Erläuterung auf das oben Gesagte verwiesen wird.

Tabelle B.

	Drehung nach	Neigung in Graden	V. in 1" = mm
L. A. {	aussen . . .	10,0	30,885
	innen . . .	17,6	55,247
R. A. {	aussen . . .	11,1	34,317
	innen . . .	14,5	45,107

Wir sehen also, dass für sämtliche Muskeln, nicht nur die Externi, die Geschwindigkeit am Ende der Bahn erheblich langsamer wird, welches Verhalten bezüglich der Interni sich bei den früheren Versuchen der Feststellung entzog. Man ist hierbei überrascht durch den geringen Abstand der Spaltbilder, welche bei den Externi kaum einen Centimeter von einander entfernt scheinen. Diese Verlangsamung gegen das Ende der Bewegung ist, wenn wir die Aenderung in dem gegenseitigen Verhältnisse von Muskel und Bulbus am Anfange und am Ende der Bewegung betrachten, sehr erklärlich. In der Ausgangsstellung liegt der vordere Theil des Muskels mit der Sehne dem Bulbus an. Je mehr sich jener contrahirt und der Bulbus sich dreht, um so mehr wird der anliegende Theil von seiner Unterlage abgewickelt. Dadurch muss sich aber seine Kraftwirkung auf die Drehung vermindern nach der von Volkmann angegebenen Formel $\frac{\lambda}{L}$, wobei λ die aufgewickelte Strecke, L die ganze Länge bedeutet. Je kleiner also die erstere Strecke wird, um so kleiner die durch den Bruch ausgedrückte Grösse, d. h. je mehr schon abgewickelt ist, um so geringer die Wirkung auf die Drehung.

Dass die Abnahme in beiden Richtungen nicht gleichmässig erfolgt, sondern für die Externi schneller, ergibt sich aus folgender Zusammenstellung, in welcher das Verhältniss der Geschwindigkeit am Ende und in der Mitte der Bahn durch das Verhältniss der in 1" zurücklegbaren Strecken ausgedrückt ist.

Tabelle C.

L. A. {	extern	1 : 2,2
	intern	1 : 1,59
R. A. {	extern	1 : 2,19
	intern	1 : 1,63

Die Möglichkeit eines Ausgleiches ist somit gegeben; ob dieser freilich in der Weise stattfindet, dass die Endstellungen genau in demselben Zeitpunkte erreicht werden, muss dahingestellt bleiben.

Zur Vervollständigung der gewonnenen Ergebnisse wurde auch noch die Anfangsgeschwindigkeit für die Seitenwender bestimmt. Der Beobachter sass wieder vor dem Perimeter so, dass bei geradeaus gerichtetem Blicke die Visirlinie durch den Nullpunkt des Perimeters und den Mittelpunkt des Spaltes ging. Blickte das linke Auge von hier aus nach rechts, so erschienen die dicht neben dem Centrum der Netzhaut auf deren Innenseite entworfenen Nachbilder auf der linken Seite des Spaltes in unmittelbarer Nähe des daselbst hängenden Fadens. Beim Blicke nach links wurde der letztere auf die rechte Seite des Spaltes gebracht. Für das rechte Auge gilt das Gleiche, nur dass hier bei Rechtswendung die äussere, bei Linkswendung die Innenseite der Netzhaut in Betracht kommt. Die in Tabelle D angeführten Werthe sind wieder das Mittel aus je zehn Bestimmungen, welche so angestellt sind, dass, nachdem eine kleine Weile das Centrum des Spaltes fixirt, das Auge möglichst schnell nach der einen oder anderen Seite gedreht, und die an der entgegengesetzten Seite des Spaltes neben demselben entstehenden Nachbilder mit dem daselbst hängenden senkrechten Faden in ihrer Richtung verglichen wurden. Die unter 5—6 Contractionen stärksten erreichbaren Drehungsgrade wurden notirt.

Tabelle D.

		Drehung nach	Neigung in Graden	V. in 1" = mm
L. A. {	aussen . . .		20,9	65,108
	innen . . .		26,9	86,809
R. A. {	aussen . . .		22,8	72,633
	innen . . .		24,3	77,685

Aus der Tabelle ergibt sich, dass die Anfangsgeschwindigkeit überall etwas geringer ist als in der Mitte der Bahn. In diesem

Punkte bestätigen sich also die Angaben von Lamansky, welcher fand, dass bei kleinen Excursionen die Bewegung verhältnissmässig langsamer erfolgte als bei grossen, so dass eine gewisse Zeit erforderlich schien, bis die Muskelcontraction ihre volle Energie erreichte. Immerhin ist der Unterschied gegen die Geschwindigkeit in der Mitte der Bahn lange nicht so gross, wie an den Endstrecken. Das gegenseitige Verhältniss für die einzelnen Muskeln bleibt dasselbe wie bisher, und steigt die Geschwindigkeit in der Reihenfolge: linker Externus, rechter Externus, rechter Internus, linker Internus.

Wir sehen also, wenn wir die Verhältnisse auf der ganzen Strecke betrachten, welche jedes Auge von der Innenwendung bis zur Aussenwendung oder umgekehrt durchlaufen kann, dass Veränderungen in der Schnelligkeit der Bewegung eintreten, welche dem Willen nicht unterworfen sind. Es gelingt niemals, weder für die Anfangs- und erst recht nicht für die Endstrecken, selbst bei äusserster Energie der Blickwendung, diejenige Geschwindigkeit zu erreichen, welche der Mitte der Bahn entspricht. Stellt man den Spalt auf den für die Mitte gefundenen Durchschnittswerth, so erscheint er an den Endstrecken niemals senkrecht, sondern bleibt immer mehr oder weniger in der der Blickwendung entgegengesetzten Richtung geneigt. Durch diesen Vergleich an den verschiedenen Stellen der Bahn ist auch die Möglichkeit einer gewissen Controle der Versuche gegeben. Stellt man nämlich den Spalt auf den für die Anfangsgeschwindigkeit gefundenen Werth, so muss sich die Neigung als für die Mitte der Bahn zu gering erweisen, er bleibt also in der Blickrichtung gedreht, erst recht, wenn man die Einstellung nach der für die Endstrecke gefundenen Grösse macht. Ebenso muss, wie schon gesagt, die der Mitte entsprechende Einstellung für die beiden Enden der Bahn zu gross sein. ~

Es würde sich in dieser Weise auch jede beliebige andere Blickrichtung untersuchen lassen. Die Anfangsstellung des Spaltes müsste nur immer eine solche sein, dass nachdem er auf den Nullpunkt eingestellt, seine Richtung senkrecht ist auf die zu untersuchende Blickrichtung. Die Controle des Drehungsgrades müsste, wie beim horizontal stehenden Spalte durch eine der Anfangsstellung parallel verlaufende weisse Linie stattfinden. Messungen in anderer Richtung als der horizontalen und vertikalen habe ich indessen nicht vorgenommen.

Bisher ist es mir nicht gelungen, die Versuche noch auf andere Personen auszudehnen, welche ausser der erforderlichen experimen-

tellen Schulung auch die Geduld und Bereitwilligkeit für den nicht unerheblichen Zeitaufwand mitbringen müssten. Eine Verallgemeinerung der Ergebnisse erscheint daher vorläufig nicht zulässig, ja man kann nicht einmal mit Sicherheit behaupten, dass die gefundenen Verhältnisse auch für den normalen Gebrauch der Augen Gültigkeit haben. Die Art, wie wir unsere Augen bei diesen und ähnlichen Experimenten verwenden, hat immerhin etwas Ungewöhnliches und Gezwungenes, wenn wir sie auch nicht geradezu als abnorm bezeichnen können. Zunächst kommen solche extremen Blickwendungen beim natürlichen Gebrauche nur unter ganz besonderen Umständen vor. Wollen wir einen seitlich gelegenen Gegenstand betrachten, der uns plötzlich im Gesichtsfelde interessirt, so pflegen wir die Augenbewegung durch eine Kopfdrehung nach derselben Richtung zu unterstützen, denn es besteht immer das Bestreben, einen Gegenstand, welchen wir genau betrachten wollen, in die Medianebene zu bringen. Hierdurch wird den Augen die extreme Drehung erspart, und ist die Augenbewegung der des Kopfes vorausgeeilt, so pflegt sie nach vollendeter Drehung des letzteren sofort wieder in umgekehrtem Sinne corrigirt zu werden. Einen ausgiebigeren Gebrauch machen wir von den Seitenbewegungen eigentlich nur beim Lesen. Im Uebrigen besteht sogar ein gewisser Zwang für die Ausführung der Kopfdrehung, dieselbe erfolgt unwillkürlich, sobald wir unsere Aufmerksamkeit einem seitlich gelegenen Gegenstande zuwenden, und erfordert es eine bewusste Hemmung dieses Impulsès, um die Wendung des Kopfes zu verhindern. Es ist daher selten, dass wir einen excentrisch liegenden Gegenstand betrachten nur mit Hülfe einer Augenbewegung bei unbeweglicher Kopfhaltung, und geschieht dies wohl nur, wenn die Beobachtung möglichst unauffällig und heimlich stattfinden soll, ein Fall, der im Allgemeinen häufiger beim weiblichen, als beim männlichen Geschlechte vorkommen dürfte.

Abgesehen davon, dass diese Bewegungen dem physiologischen Gebrauche der Augen nur unter mehr oder weniger ungewöhnlichen Voraussetzungen entsprechen, haben diejenigen Augendrehungen, welche wir fast fortwährend unbewusst ausführen, überhaupt einen anderen Charakter. An der Bewegung als solcher haben wir hierbei kein Interesse, worauf schon Hering u. A. hingewiesen haben. Wir verfolgen nicht den Zweck, dem Auge eine bestimmte Stellung zu geben, wie etwa wenn wir unsere Hand oder den Fuss in eine gewisse durch den Gesichtssinn controlirbare Lage bringen wollen,

sondern wir beabsichtigen mit der Bewegung nur unbewusst, dem Netzhautbilde eines Gegenstandes diejenige Lage zu geben, in welcher uns dasselbe am deutlichsten ist. Man pflegt diesen Vorgang in Parallele zu stellen mit der Stimmbildung. Die hierzu erforderlichen sehr complicirten Bewegungen gehen vor sich, ohne dass man sich bewusst zu werden braucht, dass solche überhaupt stattfinden. Wir können Niemandem sagen, er solle eine bestimmte Bewegung seiner Stimmbänder ausführen, wir können ihn nur auffordern, z. B. einen bestimmten Ton zu singen, und wenn er die erforderliche musikalische Schulung hat, so wird er die hierzu nothwendige Thätigkeit des Stimmapparates in vollkommen correcter Weise functioniren lassen, ohne eine andere Controle als die dem Ohre vernehmbare Wirkung. Ganz so im Dunkeln sind wir nun allerdings über unsere Augenbewegungen nicht, wie eben jeder Vergleich hinkt, aber trotzdem wird auch hier die Bewegung erleichtert, und um so sicherer, wenn sie gleich zu ihrem natürlichen Zwecke ausgeführt wird, nämlich zu dem der Fixation eines bestimmten Gegenstandes. In diesem Sinne entsprechen also experimentelle Untersuchungen über die Augenbewegungen sowohl in unserem, wie in den meisten anderen Fällen nicht dem natürlichen Gebrauche des Sehorganes. Bei diesen Versuchen war zunächst der Hemmungsimpuls vorhanden, welcher die gleichzeitige Kopfdrehung verhinderte, und wurde die Bewegung auch nicht durch den Zweck veranlasst, einen seitlich gelegenen Gegenstand in die Blicklinie zu bringen. Vielmehr interessirte sie gerade als solche, und wenn auch die Aufmerksamkeit durch die seitlich gestellten Marken am Perimeter in Anspruch genommen war, so war sie doch hauptsächlich auf die durch die ganze Strecke sich hinziehenden Nachbilder gerichtet. Wir sind indessen gewohnt, die unter solchen und ähnlichen Bedingungen gefundenen Regeln der Augenbewegungen als die auch dem gewöhnlichen Gebrauche derselben entsprechenden zu betrachten, und liegt kein Anlass vor zu der Annahme, dass es bezüglich der für die Schnelligkeit gefundenen Verhältnisse anders sein sollte. Wenn also für diese festgestellt ist, dass Unterschiede vorhanden sind zu Gunsten derjenigen Richtung, welche der längsten Bahn entspricht, so dürfen wir annehmen, dass diese Einrichtung dazu dient, in den Fällen, wo beim Gebrauche der Augen extreme Stellungen auftreten, durch die ungleiche Geschwindigkeit die Möglichkeit eines Ausgleiches in Bezug auf die verschiedene Länge der einzelnen Bahnen herbeizuführen.

Studien auf dem Grenzgebiete des localisirten Sehens.

Von

Sigm. Exner, Prof. der Physiologie in Wien.

(Mit 15 Textfiguren und Tafel IV und V.)

I. Der physiologische Zerstreuungskreis	117
II. Aeltere Beobachtungen über die Wirkung des physiologischen Zerstreuungskreises	190
III. Eigene Untersuchungen über die Abhängigkeit der Localisation von der Helligkeit	132
IV. Versuch einer physiologischen Deutung der Erscheinungen	144
V. Die physiologischen Zerstreuungskreise von Farbenempfindungen	155
VI. Hemmung der Diffusion von Farbenempfindungen	162
VII. Einige Bemerkungen über die physiologischen Zerstreuungskreise in der Kunsttechnik	166

I. Der physiologische Zerstreuungskreis.

Sehen wir von den Augenbewegungen ab, so beruht die Lesbarkeit gewöhnlicher Schrift auf der Verschiedenheit der Localeindrücke, die wir von den distincten Netzhautstellen erhalten. Diese Lesbarkeit kann, vollkommene Dioptrik des Auges vorausgesetzt, auf zweierlei Art ihre Grenze erreichen, erstens durch Entfernung des beschriebenen Blattes vom Auge, d. h. Verkleinerung der Netzhautbilder, zweitens durch Verminderung der Helligkeitsdifferenz zwischen dem Schwarz und dem Weiss, bewirkt z. B. durch Herabsetzung der Beleuchtung. In beiden Fällen werden nach Ueberschreitung dieser Grenze zwar die Buchstaben nicht mehr erkannt, der Druck also nicht mehr gelesen werden können, er ist aber nicht wirkungslos für das Auge: man erkennt vielmehr sowohl bei fortschreitender Verkleinerung als auch bei fortschreitender Verdunkelung der Netzhautbilder zuerst noch die Umrisse einzelner Worte und die Zwischenräume zwischen ihnen, dann die Zeilen und ihre Zwischenräume, bei weiterem Fortschreiten die grösseren Absätze oder den bedruckten

Theil des Blattes im Gegensatze zu dem leeren Rand, bis schliesslich auch dieser Unterschied schwindet. Dabei hat sich stets das erkennbare bedruckte Element als mehr oder weniger gleichmässig grauer Streifen (Wort, Zeile) oder als ebensolche Fläche (Absatz, bedruckter Theil des Blattes) von dem helleren Grunde abgehoben.

Das auf dem Papier getrennt aufgetragene Schwarz und Weiss macht demnach auf uns einen Eindruck, als wenn es zu Grau gemischt wäre, doch findet eine solche Mischung nur auf gewisse Entfernungen des Schwarz und Weiss statt, deren Grösse abhängig ist von dem Grade, in welchem jene Grenze der Lesbarkeit überschritten ist. Der Eindruck, den wir in diesen Fällen erhalten, hat also eine unzweifelhafte Aehnlichkeit mit dem Eindrücke, den wir erhielten, wenn das Auge auf die Entfernung des bedruckten Blattes nicht eingestellt wäre, d. h. wenn es mit Zerstreuungskreisen sehen würde. Ein Punkt des Objectes wirkt ähnlich auf uns, wie er, im Zerstreuungskreise gesehen, wirken würde. Ich will im Folgenden auch in diesem Sinne von Zerstreuungskreisen sprechen, diese aber, welche von der Ueberschreitung der Localisationsfähigkeit der Netzhaut herrühren, „physiologische Zerstreuungskreise“ nennen¹⁾ im Gegensatz zu den „physikalischen Zerstreuungskreisen“, welche auf der Anordnung der von einem Punkte ausgehenden Strahlen bei ihrer Ankunft auf der Netzhaut beruhen.

Die optischen Effecte dieser beiden Arten von Zerstreuungskreisen haben, trotz der offenkundigen Verschiedenheit ihres Ursprunges, mancherlei Gemeinsames, z. B. die Helligkeit: vier schwarze, horizontale Streifen von 82 mm Länge und 7 mm Breite waren parallel mit einander und senkrecht über einander auf weissem Papier aufgetragen und wurden aus einer Entfernung von 485 cm mit corrigirtem Auge betrachtet. War die Entfernung zwischen ihnen 3 mm, so verschwammen sie bei einer Beleuchtung von der Helligkeit 0,134, wobei die Helligkeit des senkrecht beleuchteten, weissen Papiers, 1 m von einer deutschen Normalkerze entfernt, als Einheit angenommen ist. An Stelle der vier Streifen erschien ein graues Rechteck auf hellem Grunde. Merklich dasselbe Grau erhielt ich, als ich ein eben solches Weiss und Schwarz in dem Verhältnisse von 252:108 auf einem

1) Diesen Ausdruck habe ich in gleichem Sinne schon in meiner Abhandlung gebraucht: Ueber autokinetische Empfindungen. Zeitschr. f. Psycholog. u. Physiol. d. Sinnesorgane Bd. 12 S. 313.

mit Gradtheilung versehenen Farbenkreisel mischte. Das analoge Resultat, das natürlich Niemand anders erwarten wird, zeigten Systeme eben solcher Streifen, die um 8 und 13,5 mm von einander entfernt waren. Die Helligkeit der Rechtecke im Dämmerlicht schien gleich der einer gleichgrossen Fläche einer rotirenden Scheibe, deren schwarzer Sector 168 und 223 Winkelgrade hatte. Das Grau der Rechtecke war also merklich von derselben Helligkeit, als würde es durch Mischung des Schwarz und Weiss der Streifen auf dem Farbenkreisel oder durch physikalische Zerstreuungskreise entstanden sein. Noch selbstverständlicher als dieses Resultat erscheint uns, dass eine Fläche, die etwa wie ein Schachbrett aus schwarzen und weissen Quadraten zusammengesetzt ist, in solche Entfernung gerückt, dass wir die Quadrate trotz vollkommener Correction des Auges nicht mehr sehen können, so wie bei hinlänglich schwacher Beleuchtung von der halben Helligkeit des verwendeten Weiss erscheint.

Würden wir solche Quadrate in Complementärfarben herstellen, so würden diese aus der Entfernung Weiss ergeben, sowie jede beliebige andere Farbencombination ihre Mischfarbe liefern muss.

In allen diesen Beziehungen würden wir dasselbe Resultat erzielen, wenn wir es nicht mit dem physiologischen, sondern wenn wir es mit dem physikalischen Zerstreuungskreise zu thun hätten, falls dieser hinlänglich gross und regelmässig wäre.

Mit anderen Worten: überschreiten wir die Grenze des deutlichen Sehens durch Herabsetzung entweder der Beleuchtung oder der Sehwinkelgrösse der Objecte, so findet eine physiologische Mischung der Helligkeiten statt, welche zu demselben Ergebniss führt, zu welchem die physikalische Mischung der gleichen Helligkeiten geführt hätte.

Obwohl auch das selbstverständlich war, überzeugte ich mich doch noch besonders, dass die geschilderten Erscheinungen im Wesentlichen dieselben bleiben, wenn vor das beobachtende Auge ausser der corrigirenden Linse auch noch ein Schirm mit enger Lücke gebracht, somit die physikalischen Zerstreuungskreise, soweit sie von Astigmatismus herrühren konnten, trotz weiter Pupille, auf ein Minimum reducirt wurden.

Gegenüber diesen geschilderten Aehnlichkeiten zwischen dem physiologischen und dem physikalischen Zerstreuungskreis ist ein wesentlicher Unterschied hervorzuheben. Ein helles Fleckchen auf

schwarzem Grunde nimmt bei steigendem Durchmesser des physikalischen Zerstreuungskreises scheinbar an Grösse zu, und ist so lange sichtbar, bis das Grau desselben wegen der Abnahme seiner Helligkeit von dem umgebendem Schwarz nicht mehr zu unterscheiden ist. Bei dem physiologischen Zerstreuungskreise sehen wir nichts Analoges. Das weisse Fleckchen scheint mit der Verdunkelung nicht zu wachsen und ist in seiner wirklichen Grösse sichtbar, oder es ist nach Ueberschreitung der Grenze unsichtbar geworden. Niemals umgibt es sich, wie man nach dem Verhalten der Schriftprobe etwa erwarten könnte, mit einem grauen Hofe, oder dehnt sich zu einer grauen Scheibe aus. Man bekommt vielmehr den Eindruck, als würde der wogende Nebel des dunklen Gesichtsfeldes das Object bedecken und dadurch unsichtbar machen: ein Eindruck, der noch dadurch gesteigert wird, dass ein solches Object zeitweilig auftauchen und wieder schwinden kann, was übrigens wenigstens theilweise mit Augenbewegungen zusammenhängt. Wie der Mond hinter ziehenden Wolken deutlicher, undeutlicher oder ganz unsichtbar wird, wenn er aber auftaucht, seine normale Grösse hat, so auch hier. Bei grösseren Feldern hat man gelegentlich auch den Eindruck, als würden nur Theile derselben vom Nebel überzogen, dann kann also auch eine scheinbare Verkleinerung — wie beim Monde —, aber keine Vergrösserung eintreten. Das geschieht besonders, wenn der im Centrum des Sehfeldes gelegentlich sehr dicht angehäuften Nebel des dunklen Gesichtsfeldes dabei im Spiele ist. Nun ist freilich nicht zu vergessen, dass auch die mit physikalischen Zerstreuungskreisen gesehenen Objecte oftmals nicht grösser erscheinen als sie sind. Es wird der verwaschene Hof eben ignorirt. Etwas Aehnliches mag auch beim physiologischen Zerstreuungskreise vorkommen, nur ist hier das Nicht-ignoriren unmöglich.

Selbstverständlich bleibt die Erscheinung in allen wesentlichen Punkten dieselbe, wenn ein dunkles Object auf hellem Grunde beobachtet wird, nicht, wie in dem vorgeführten Beispiele, ein helles auf dunklem Grunde.

Die alten Physiologen würden das, was ich hier als physiologischen Zerstreuungskreis beschreibe, wohl als Irradiation der Empfindung bezeichnet haben.

Hat man für ein bestimmtes Quadrat die Grenze der Sichtbarkeit, durch Vergrösserung der Entfernung oder Verminderung der Beleuchtung eben überschritten, und setzt jetzt an dasselbe ein

gleiches Quadrat an, so wird das dadurch entstandene Rechteck sofort wieder sichtbar. Es wirkt also der unmerkliche Effect des Netzhautbildes des ersten Quadrates steigend auf den Effect des zweiten und umgekehrt; beide Netzhautwirkungen, für sich unmerklich, haben sich gegenseitig über die Schwelle gehoben. Der Erfolg ist ein solcher, als würde eine Einwirkung einer Netzhautstelle auf die benachbarte stattgefunden haben, eine Thatsache, die uns der Versuch mit einem Flecke nicht erwarten liess. Noch viel deutlicher aber tritt diese scheinbare Einwirkung auf die Nachbarschaft hervor, wenn wir, wie oben, Striche nebeneinander setzen und diese durch Verminderung der Helligkeit unter die Grenze der Wahrnehmbarkeit bringen. Wir sehen dann das gleichmässig graue Feld, als wenn sich nun die den Netzhautbildern der Striche entsprechende Erregung auf das ganze Gebiet der gestreiften Fläche vertheilt hätte.

Dabei ist nun aber nicht etwa das Localisationvermögen der Netzhaut einfach geschwunden. Vielmehr können wir ganz genau die Stelle bezeichnen, wo wir früher noch den weissen Streifen gesehen haben, wir könnten auf die Stelle zeigen, jetzt aber sehen wir an derselben Grau.

Fig. 1.

Es sei das Verhalten durch Fig. 1 a und b anschaulich gemacht. Wenn die Grundlinie dieser Figuren einen Schnitt durch die Netzhautebene darstellt, senkrecht auf die Netzhautbilder der hellen Streifen, dann wird unter der Voraussetzung guter Dioptrik die objective Helligkeitsvertheilung durch die ausgezogene Linie

wiedergegeben sein. Ist die Helligkeit eine sehr geringe (Fig. *a*), so dass die Streifen an der Grenze der Wahrnehmbarkeit stehen, so wird die Stärke der Erregung näherungsweise durch die wellenartig verlaufende punktirte Curve angegeben. Sie liegt in halber Höhe der grossen, zahnartigen Erhebungen, womit angedeutet sein mag, dass die Empfindungsintensität gleich ist der, welche ein Grau von der halben Helligkeit der weissen Streifen hervorrufen würde. Nimmt nun die Beleuchtung des Weiss zu, so werden die Streifen sichtbar, indem die Erregung etwa die in Fig. *b* durch die punktirte Linie wiedergegebene Vertheilung auf der Netzhaut erfährt; die Höhe dieser Wellen ist schon so bedeutend, dass sie der Wahrnehmung nicht mehr zu entgehen vermag.

Bleibt die Beleuchtung wie bei Fig. *a*, nehmen aber die Streifen und ihre Zwischenräume an Breite gleichmässig zu, so wird die Empfindungsvertheilung die in Fig. *c*, *d* und *e* angedeutete Form annehmen, so dass etwa bei *c* die Streifen schon sicher erkennbar sind, bei *d* und *e* das Schwarz und Weiss auch schon in ihren vollen Intensitäten zur Wahrnehmung kommen.

Rücken die Streifen der Fig. *a* weiter auseinander, so dass die Zwischenräume z. B. doppelt so breit werden (Fig. *f*), so beträgt die scheinbare Helligkeit des sichtbaren Fleckes ein Drittel von jener, welche das Weiss der Streifen in grosser Ausdehnung zeigen würde.

Wie man sieht, hat man es hier mit einem Lehrsatz zu thun, der in voller Analogie mit dem Talbot-Plateau'schen Satze steht. Was dieser von dem zeitlichen Nacheinander, sagt jener von dem räumlichen Nebeneinander.

Die Erscheinungen des Dämmerungssehens haben mich immer an die Wirkungen der Diffusion erinnert. Denken wir uns statt der Netzhaut eine flächenhaft ausgebreitete Wassermasse, und statt des kleinen Netzhautbildes eine Einströmungsöffnung irgend einer gefärbten, sich mit Wasser mischenden Flüssigkeit. Die Geschwindigkeit, mit der diese letztere einströmt, kann leicht so gering gemacht werden, dass wegen der raschen Mischung mit dem Wasser die Umgebung der Einflussöffnung nicht merklich anders gefärbt ist, als das übrige Wasser¹⁾. Bringt man aber eine zweite ebensolche Einflussöffnung neben der ersten an, so wird die Diffusion in der Verbindungsrichtung der beiden Oeffnungen eine langsamere sein,

1) Natürlich abgesehen von der allernächsten Nähe.

weil hier die Mischung nicht mehr mit reinem Wasser, sondern schon mit (freilich unmerklich) gefärbtem Wasser stattzufinden hat. So kann es geschehen, dass sich um und zwischen den beiden Einflussöffnungen schon eine merklich gefärbte Flüssigkeit findet, in Analogie zu den oben genannten beiden Quadraten, die sich gegenseitig in ihrer Wirkung unterstützen. Denken wir uns weiter, dass in der Umgebung der ersten noch viele Einflussöffnungen angebracht werden, so kann zwischen ihnen sehr wohl ein gefärbter Fleck entstehen, innerhalb dessen die Unterschiede in der Farbenintensität verschwindend sind (Schachbrett in der Dämmerung), oder wenn die Einflussöffnungen in Reihen gestellt sind, können ihre Entfernungen und die Einflussgeschwindigkeit so gewählt werden, dass gefärbte Streifen zwischen weniger gefärbten erkennbar werden, oder dass das ganze Gebiet der Einflussöffnungen gleichmässig gefärbt erscheint (helle und dunkle Streifen).

Dieses Gleichniss — denn für mehr halte ich es nicht — soll beitragen zu zeigen, wie ungenügend für die genannten Fälle unsere schematisirte Vorstellung vom localisirten Sehen ist, welche jedem Netzhautelement ein Localzeichen und damit die Fähigkeit zuschreibt, die durch die Erregung desselben erzeugte Empfindung in unserem Bewusstsein an einen bestimmten Punkt des Sehfeldes zu knüpfen. Es soll weiter erklären, warum im Folgenden für die in Rede stehenden Erscheinungen die Ausdrücke „Diffusion der Netzhauterregung“ und „Summirung der Erregungen zweier Netzhautstellen“ gebraucht werden, Ausdrücke, welche nur den Anspruch machen, technische Behelfe der Darstellung zu sein.

Nun ist eine derartige Diffusion von Helligkeitsempfindungen beim Schwinden des Localeindrucks nicht etwa selbstverständlich. Es wäre sehr wohl denkbar, dass wir noch Schwarz und Weiss sehen, aber wegen Mangels eines genügenden Localzeichens nicht wissen, wo wir sie sehen. Eine derartige Form der Gesichtsempfindung ist nicht nur denkbar, sondern jeder Zeit und an Jedermann nachweisbar. Sie kommt bei passender Erregung der äussersten Netzhautperipherie zu Stande. Schon vor Jahren habe ich die gelegentliche Beobachtung mitgetheilt, dass eine aus Weiss und Schwarz bestehende Fläche, mit der äussersten Netzhautperipherie betrachtet, unter günstigen Umständen ganz wohl das Schwarz und das Weiss erkennen lässt, man aber nicht im Stande ist, anzugeben, ob sich das Weiss über dem Schwarz, oder das Schwarz über dem Weiss be-

findet¹⁾. Wegen der bekannten raschen Ermüdbarkeit der Netzhautperipherie kann man diese Beobachtung bei längerem Verweilen des Netzhautbildes nicht machen. Nur im Momente des Auftauchens sieht man hier überhaupt etwas. Ich empfehle demnach bei Wiederholung dieses Versuches folgende einfache Form. Ein Cartonstreifen von etwa 2 cm Breite wird an einem Ende bis zur Hälfte seiner Breite und 1—2 cm in der Länge geschwärzt, und zwar beiderseits, so dass er, auf grauem Hintergrunde in das Sehfeld vorgeschoben, als schwarzweisses Object erkannt wird. Dreht man den Streifen um seine Längsachse, so wechselt das Schwarz den Platz mit dem Weiss. Man kann sich nun leicht überzeugen, dass es Stellungen des Streifens gibt, in denen man bei geringen Bewegungen oder nach Drehungen desselben zwar Schwarz und Weiss sieht, aber ihre relative Lage nicht angeben kann.

Das also ist auch ein Sehen mit mangelhaftem Localzeichen, aber es ist ganz verschieden von dem Sehen in der Dämmerung. Ein Unterschied, für den sich in unserer heutigen Lehre vom Sehen keine physiologische Grundlage vorfindet.

Die Erscheinungen der Diffusion von Netzhauterregungen sind aber doch verwickelter, wie die bisher angeführten und Jedermann aus dem täglichen Leben bekannten Phänomene erwarten lassen.

Ich habe in Fig. 2 eine Reihe weisser und grauer Rechtecke zusammengestellt (rechte Hälfte der Zeichnung), von denen jedes 1 cm breit ist. Der Helligkeitsgrad des Graues ist dadurch bestimmt, dass eine gewisse Schraffirung, bestehend aus parallelen, gleich dicken, schwarzen Linien in gegebenem Abstand von einander fünf Mal aufgetragen wurde, vertical, in der Richtung zweier Diagonalen und

1) Bemerkungen über intermittirende Netzhauterregung. Pflüger's Archiv Bd. 3.

zweimal horizontal. Daneben (linke Hälfte der Zeichnung) habe ich die Rechtecke gleichsam diffundirt dargestellt, indem ich die Schraffirung je eines hellen und eines dunklen Rechteckes auf der Länge von 2 cm folgendermaassen vertheilte: 2 mm sind so dunkel schraffirt, wie jene Rechtecke; die anstossenden 2 mm haben eine Lage von Strichen weniger u. s. f., bis zum Weiss, welches auch 2 mm einnimmt, dann kommen wieder eine, zwei, drei, endlich vier Lagen, worauf die Schattirung von vorne anfängt. Betrachtet man diese Zeichnung in passender Entfernung und Dämmerung, so erscheint die rechte und die linke Hälfte zwar nicht ganz gleich, aber doch recht ähnlich. Deckt man die rechte Hälfte zu, und befragt einen Beobachter, der nicht weiss, was er vor sich hat, so deutet er die Zeichnung als eine Reihe von dunklen Quadraten oder Rechtecken auf hellem Grunde, zeigt man ihm die rechte Hälfte ohne die linke, so bemerkt er kaum einen Unterschied. Auf mich macht die ganze Zeichnung den Eindruck einer Reihe dunkler Rechtecke auf hellem Grunde, wobei die der rechten Seite etwas schärfer sind. Ich würde diese grössere Schärfe wahrscheinlich als gesteigerte Dunkelheit deuten.

Nach den Erfahrungen über die Diffusion der Netzhauterregung musste erwartet werden, dass die beiden Antheile der Zeichnung in der Dämmerung einander ähnlicher sein, da Hell und Dunkel auch der rechten Hälfte unserer Zeichnung diffundiren werden. Die grössere Aehnlichkeit ist eingetreten, aber auf Grund des gegentheiligen Verhaltens. Nicht die rechte Hälfte nähert sich im Aussehen der thatsächlichen Zeichnung links, sondern umgekehrt, die verwaschene Zeichnung erscheint als eine schärfer begrenzte. Die vorgetäuschten Rechtecke links erscheinen nahezu so dunkel, wie der 2 mm breite, dunkelste Streifen der Zeichnung wirklich ist, und die vorgetäuschten Zwischenräume nahezu so hell, wie der 2 mm breite, leere Streifen ist.

Zweifellos werden verschiedene Beobachter der geschilderten Sinnestäuschung in verschiedenem Maasse unterliegen, aber nach meinen Erfahrungen wird sich keiner finden, der den verwaschenen Theil der Figur in der Dämmerung nicht schärfer begrenzt zu sehen glaubt, als es der Zeichnung entspricht. Und das ist es, was uns hier interessirt.

Zwischen dem 2 mm breiten Streifen des stärksten Dunkel und den eben so breiten, weissen Streifen liegen allmälige Uebergänge

•

von Grau. In der Dämmerung aber schwinden diese Uebergänge mehr oder weniger in der Art, dass der dunklere Theil derselben sich dem benachbarten stärksten Dunkel, der hellere Theil dem benachbarten Weiss nähert. Es macht den Eindruck, als würde sich das Dunkel nach der dunklen, das Hell nach der hellen Seite zusammenziehen.

Hier haben wir es also mit einer Art der Diffusion von Empfindungen zu thun, bei welcher das hellste Weiss zwar in die Nachbarschaft übergreift, so dass das Grau derselben überdeckt wird und auch wie Weiss erscheint. Dieses Uebergreifen hört aber mit relativ scharfem Rande auf. Der Effect auf unser Auge ist ein solcher, als würde das reine Weiss und das Weiss aus den lichtgrauen Tönen sich summirend das Schwarz dieser letzteren unterdrücken, und zwar beiderseits so weit hin unterdrücken, bis dasselbe, zu stark werdend, nun mit Macht hervortritt und seinerseits das Weiss der dunkleren, grauen Töne unterdrückt. So entsteht die Grenze, an welcher Hell und Dunkel scharf aneinander zu stossen scheinen. Es findet gleichsam eine Commassirung der gleichartigen Empfindungen, welche auf verschiedene Netzhautstellen vertheilt sind, statt, indem sich die Weissempfindung um die Stelle ihrer höchsten Intensität concentrirt, und ebenso die Dunclempfindung.

Aber nicht nur sucht die stärkere Empfindung die entgegenstehende geringere durch Commassirung in ihrem Bereiche zu unterdrücken, sie wirkt auch über diesen Bereich hinaus, und zwar im entgegengesetzten Sinne, indem sie in den umliegenden Netzhautstellen die Entstehung der ihr gleichartigen Empfindung hemmt. Es geht dies schon aus gewissen Betrachtungen hervor, die man über die Erscheinungsform der Fig. 2 anstellen kann, lässt sich aber in



Fig. 3.



Fig. 4.

der einfachsten Weise an Fig. 3 und 4 demonstriren. Betrachtet man diese beiden Kreisscheiben, die in Wirklichkeit gleichen Radius

haben, mit corrigirtem Auge in passender Dämmerungsbeleuchtung, so erscheint Fig. 3 kleiner als Fig. 4. Beide Scheiben sind in gleicher Weise schraffirt, haben somit dieselbe Helligkeit.

Der Umstand also, dass bei Fig. 3 noch ein schwarzer Kreis eingezeichnet ist, genügt, um sie scheinbar zu verkleinern. Man bemerkt auch sofort die unmittelbare Ursache, nämlich das Verschwinden oder doch die Einschränkung des schraffirten Ringes. Mit der Commassirung der Empfindung allein lässt sich das nicht erklären. Durch diese wird es verständlich, dass das Grau nahezu oder gänzlich unsichtbar wird, indem entsprechend den Erscheinungen an Fig. 2 das Schwarz des Centrums in den inneren Antheil des Ringes diffundirt, das Weiss der Umgebung ebenso in den äusseren Antheil. Zur Erklärung der scheinbaren Verkleinerung aber reicht dieser Umstand deshalb nicht hin, weil der Kreis Fig. 4 ebenso verkleinert werden müsste, indem das Weiss der Umgebung in das Grau bis zur gleichen Tiefe vordringt. Aussen verhalten sich ja die beiden Figuren ganz gleich. Der scheinbare Grössenunterschied muss auf dem Umstand beruhen, durch welchen sich die beiden Figuren unterscheiden, d. i. auf der Anwesenheit des schwarzen Centrums. Indem also das Schwarz in das Grau diffundirt, hemmt es zugleich die Schwarz- bzw. Grauempfindung im äussern Theil des Kreises, und dadurch erscheint Fig. 3 kleiner als Fig. 4. Haben wir doch schon gesehen, dass unter den durch Fig. 4 gegebenen Umständen eine Verkleinerung in merkbarem Grade durch das Uebergreifen des Weiss nicht zur Beobachtung kommt, denn dunkle Flecke auf weissem Grunde erscheinen bei Herabsetzung der Beleuch-

Fig. 5.

Fig. 6.

tung bis zu ihrem Verschwinden in ihrer wahren Grösse. Auch lehrt der unmittelbare Eindruck, dass die scheinbare Verkleinerung auf

dem Wegfall wenigstens der äusseren Zone des grauen Ringes beruht, an deren Stelle man eben den weissen Grund sieht, während die Grenzen von Fig. 4 noch genügend erkennbar sind.

Vergleicht man Fig. 3 mit Fig. 5 in der Dämmerung, so ersieht man, dass die scheinbare Verkleinerung von 3 an die weisse Umgebung geknüpft ist, denn Fig. 5 erscheint grösser, und zwar, der Wahrheit entsprechend, so gross wie Fig. 4. Hier findet eine Tendenz zum Commassiren des Grau und des Schwarz gleichsam nach Aussen und nach Innen statt, in Folge dessen das Grau, so lange es überhaupt sichtbar ist, seinen Platz bewahrt; sichtbar aber ist es noch bei Beleuchtungsgraden, die dasselbe Grau der Fig. 3 verschwinden lassen, weil die Zone, auf welche das innere Schwarz hemmend wirkt, zusammenfällt mit der Zone, die von dem äusseren Schwarz durch Summation verstärkt wird, und umgekehrt.

Ich habe im Vorstehenden die Erscheinungen nur beschrieben; die Ausdrücke der „Summirung“, „Hemmung“, „Commassirung“ sollen keinerlei Erklärung enthalten. Später soll eine solche versucht werden. Doch dürfte es hier am Platze sein, einige naheliegende Erklärungsversuche als unzulänglich auszuschliessen.

1. Man könnte daran denken, die scheinbare Grössendifferenz von Fig. 3 und Fig. 4 auf die optische Täuschung von Delboeuf zurückzuführen, nach welcher ein Kreis kleiner erscheint, wenn man einen zweiten concentrisch hineinstellt¹⁾. Das ist geschehen, indem Fig. 4 zu Fig. 3 umgewandelt wurde. Es genügt, darauf hinzuweisen, dass die Täuschung dann auch bei vollem Tageslichte bestehen müsste, und nicht gerade, wenn die concentrischen Kreise getrennt gar nicht mehr sichtbar sind, ferner, dass sie auch bei Fig. 5 auftreten müsste, was nicht zutrifft;

2. wäre an Irradationserscheinungen im Sinne von Helmholtz zu denken. Doch wäre dann nicht einzusehen, warum nur Fig. 3, nicht auch Fig. 4 verkleinert würde. Um jeden Zweifel hierüber zu beseitigen, habe ich Fig. 6 gezeichnet. Würde es sich um Irradiation handeln, so müsste hier der umgekehrte Effect wie in Fig. 3 eintreten. Bringt man die vier Kreisfiguren aber wieder in's Dämmerlicht und entfernt sich so weit, dass man Fig. 5 eben noch deutlich als Ring erkennt, so erscheint wieder Fig. 4 eben so gross, und die Fig. 3 und 6 wesentlich kleiner; auch an letzterer verschwindet anscheinend der graue Ring in voller Analogie zu Fig. 3.

1) Delboeuf, Sur une nouvelle illusion d'optique Bruxelles. F. Hayez. 1893.

An die hier geschilderten Grundphänomene des physiologischen Zerstreuungskreises möchte ich weiter anreihen jenen Mangel an scharfer Localisation eines Gesichtseindrucks, der sich durch eigenthümliche Scheinbewegungen verräth. Ich habe hierüber schon bei anderer Gelegenheit berichtet¹⁾. Je kleiner ein Gesichtsobject ist, und je weniger scharf es sich von der Umgebung abhebt, desto grösser ist die Wahrscheinlichkeit, dass es bei dauernder Fixation schwankende oder auch zitternde Bewegungen zu machen scheint. Ich habe diese Art der Scheinbewegung das Punktschwanken genannt. Es ist zuerst an Sternen beobachtet worden. Ein kleiner dunkler Fleck, auf weisser Wand längere Zeit fixirt, zeigt dasselbe Phänomen; es ist sehr treffend mit den Bewegungen eines Insectes verglichen worden, das an der Wand nach verschiedenen Richtungen zu kriechen versucht, aber immer wieder an den ursprünglichen Platz zurückkehrt.

Dass diese Scheinbewegungen nicht von einer wirklichen gegenseitigen Verschiebung von Netzhautbild und Netzhaut, verursacht durch unbewusste Augenbewegungen, herrühren, davon konnte ich mich in folgender einfacher Weise überzeugen. Ein schwarzer Kreis von $\frac{1}{2}$ —1 cm Durchmesser zeigt im mässig verdunkelten Zimmer, aus einigen Metern Entfernung betrachtet, das genannte Punktschwanken. Bringt man nun aber im Centrum desselben einen recht hellen Punkt vom Durchmesser eines Bruchtheiles eines Millimeters an (Nadelstich vor einem hellen Hintergrunde), so zeigt der helle Punkt im dunklen Feldchen auch seine zitternden Scheinbewegungen, die Richtungen aber, nach welchen in einem gegebenen Momente die Bewegung des einen stattfindet, ist gänzlich unabhängig von der Richtung des anderen.

Noch unzweideutiger stellt sich die Scheinbewegung als unabhängig von den Augenbewegungen dar, wenn man zwei gleiche kleine helle Punkte in nächster Nähe neben einander setzt. Sie scheinen dann beide ihre tanzenden Bewegungen auszuführen, verhalten sich dabei aber vollkommen unabhängig von einander, so dass sie zeitweilig sich einander zu nähern, zeitweilig von einander zu entfernen scheinen.

Hier also äussert sich die durch die Kleinheit oder durch die

1) Ueber autokinetische Empfindungen. Zeitschr. f. Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane Bd. 12 S. 313.

geringe Helligkeitsdifferenz des Netzhautbildes bedingte mangelhafte Localisation nicht durch Diffusion der Empfindung. Es mischt sich nicht die Erregung einer Netzhautstelle mit der der benachbarten, sondern die Erregung der gereizten Netzhautstelle tritt anscheinend nach einander in verschiedene benachbarte Stellen über. Die örtliche und zeitliche Reihenfolge dieser Verschiebungen ist dabei vollkommen regellos.

II. Aeltere Beobachtungen über die Wirkung des physiologischen Zerstreuungskreises.

Es ist selbstverständlich, dass sich in der physiologisch-optischen Literatur viele Beobachtungen finden, welche mit den hier geschilderten Erscheinungen in Beziehung stehen, aber von einem anderen Gesichtspunkt aus aufgefasst worden sind. Auf einen Theil derselben will ich hier näher eingehen, ein anderer Theil soll uns noch später beschäftigen.

Zunächst erinnere ich daran, dass die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Beleuchtung mit unseren Erscheinungen in engstem Zusammenhang steht. Haben wir doch erkannt, dass ein Netzhautbild, das bei einer gegebenen Beleuchtung nicht mehr sichtbar ist, dann wahrgenommen werden kann, wenn ein zweites ganz gleiches Netzhautbild hinzugefügt wird. Es kann das nur auf der Beeinflussung einer Netzhautstelle durch die benachbarte, auf einer Summierung der Zerstreuungskreise beruhen. Je grösser die Helligkeitsdifferenzen desto kleiner können die Netzhautbilder sein, deren Gestalt noch erkannt werden soll.

Bei der grossen Bedeutung der Sehschärfenbestimmung für den Augenarzt hat man schon seit geraumer Zeit zweckmässige Methoden ausfindig gemacht, um die Sehschärfe als Function der Helligkeit zu bestimmen. Ich erinnere an die Arbeiten von Bjerrum Jannik¹⁾, Carp²⁾, Seggel³⁾, Posch⁴⁾, Wolffberg⁵⁾. Letzterer hat auf

1) Gräfe's Archiv f. Ophthalmologie Bd. 30 S. 201.

2) Ueber Abnahme der Sehschärfe bei abnehmender Beleuchtung. Marburg 1876.

3) Sehprobentafeln zur Prüfung des Lichtsinnes. Ber. üb. d. 19. Vers. d. ophthalm. Gesellsch. in Heidelberg 1887.

4) Ueber Sehschärfe und Beleuchtung. Arch. f. Augenheilkunde Bd. 1.

5) Ueber die Prüfung des Lichtsinnes. Gräfe's Arch. Bd. 31 S. 1.

Grund seiner Versuche eine Curve construirt, welche die Grösse der eben sichtbaren Quadrate in ihrer Abhängigkeit von der Helligkeit der Beleuchtung darstellt; dabei scheint aber auf der Abscissenachse die Seitenlänge, nicht die Fläche des jeweiligen Quadrates aufgetragen zu sein, und auf der Ordinatenachse Helligkeitsstufen, die durch Einschaltung von Lagen Seidenpapiers zwischen Lichtquelle und Object erzeugt sind. Von den so erzeugten Helligkeitsgraden sagt er S. 25: „Setzt man die Helligkeit der constanten Tagesbeleuchtung $H = 1$, diejenige Dunkelheit, welche bei Dämpfung von H durch 15 Blätter Seidenpapier entsteht, $H = 0$, so setzt jedes der 15 Blätter die Beleuchtung um $1/15$ herab.“ Diese Curven bedürften also erst einer Reconstruction.

Sehr sorgfältige Messungen rühren von U h t h o f f¹⁾ her, die dieser unter Leitung von Arth. König ausgeführt hat. Immer zeigt es sich, dass die Sehschärfe bei niedrigen Beleuchtungsgraden sehr rasch ansteigt, dass dieses rasche Ansteigen aber bei einem gewissen Beleuchtungsgrade ziemlich scharf in ein recht langsames Ansteigen übergeht. Die Versuche, bei denen als Lichtquelle eine Petroleumlampe verwendet war, wurden auch auf Farben ausgedehnt, wie das kurz vorher schon durch Wolffberg geschehen ist.

In neuester Zeit hat sich Guillery²⁾ mit hierher gehörigen Fragen beschäftigt und die Netzhautperipherie, sowie das Sehen von Farben mit in Betracht gezogen. Auch er geht wesentlich von praktischen Gesichtspunkten aus. Von grösserer Bedeutung für die Theorie des localisirten Sehens sind die Arbeit von Ricco³⁾ und die durch E. Hering angeregte und geleitete Untersuchung von L. Asher⁴⁾. Ich komme auf dieselben später zurück.

Im engsten Zusammenhange mit den uns beschäftigenden Erscheinungen stehen jene Erfahrungen, welche schon vor geraumer Zeit zur Aufstellung der Lehre von der Wechselwirkung geführt haben, die zwischen den Erregungen einer Netzhautstelle und dem Erregungszustand anderer Netzhauttheile bestehen. Indem ich die

1) Verhandlungen der physiol. Gesellschaft in Berlin. Du Bois-Reymond's Arch. S. 331. 1885. Vgl. auch Arch. f. Ophthalmologie Bd. 32 u. 34.

2) Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane Bd. 12 S. 243. 1896.

3) Centralblatt f. prakt. Augenheilkunde. 1877. Vgl. auch Annal. Ophthalmologie Bd. 6.

4) Zeitschr. f. Biologie. 1897. Vgl. überdies die Literatur über Sehschärfe und Beleuchtung in Helmholtz' Physiol. Optik. 2. Auflage. S. 1225.

alten Anschauungen Plateau's nur erwähne, sei sogleich von den schönen Studien Mach's die Rede. In vier Abhandlungen „Ueber die physiologische Wirkung räumlich vertheilter Lichtreize“ werden subjective Helligkeits- und Farbenerscheinungen, die in die Gruppe der Contrasterscheinungen fallen, beschrieben¹⁾ und dadurch erklärt, dass eine durch Licht gereizte Netzhautstelle auf die Empfindungen anderer Netzhautstellen alterirend einwirke; diese Einwirkung ist um so grösser, je näher sich die Netzhautstellen liegen. Es werden die Bedingungen, unter welchen diese Wechselwirkungen das beobachtete Resultat ergeben, eingehend studirt und mit dem Baue der Netzhaut in Beziehung gebracht.

Auf gleicher Basis hat bekanntlich Hering seine Lehre vom Contrast aufgebaut²⁾. Ich erinnere nur an die Erklärung der Lichthöfe um ein negatives Nachbild, der scheinbaren Verdunkelung eines grauen Feldes bei Herstellung eines hellen Hintergrundes u. s. w. Dieser Auffassung schliessen sich auch A. Fick³⁾, Aubert⁴⁾ und manche Andere an. Ich werde, insbesondere auf die Auffassung Mach's noch öfter zurückzukommen haben. Auffallend ist es, dass, soweit ich die Literatur kenne, bei der Vertheidigung dieser Lehre von der Wechselwirkung verschiedener Antheile der Netzhaut die Phänomene des Dämmerungsehens nie herangezogen wurden.

Endlich sei erwähnt, dass auch ich schon vor Jahren auf eine Wechselwirkung zwischen Erregungen verschiedener Netzhautstellen hingewiesen habe, und zwar auch auf solche, deren Ursprung in den beiden Augen liegt⁵⁾.

III. Eigene Versuche über die Abhängigkeit der Localisation von der Helligkeitsdifferenz.

Fragt man: wie stark muss der Netzhautreiz sein, damit er zu einer localisirten Empfindung führt, so lehrt die tägliche Erfahrung,

1) Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wissensch. Bd 52 Abth. 2 S. 303; 1865. Bd. 54 Abth. 2 S. 131 und S. 393; 1866. Bd. 57 Abth. 2 S. 11; 1868.

2) Zur Lehre vom Lichtsinn. Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. z. Wien Bd. 66 Abth. 3, 1872 bis Bd. 69 Abth. 3, 1874.

3) In Hermann's Handb. d. Physiologie Bd. 3 Abth. 1 S. 230.

4) Gräfe und Sämisch, Handb. d. Augenheilkunde Bd. 2 Abth. 2 S. 494.

5) Experimentelle Untersuchung der einfachsten psychischen Processe. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 11 S. 581.

dass jeder Netzhautreiz, sobald er die Schwelle überschritten hat, also merklich geworden ist, in gewissem Sinne auch localisirt wird. Unter Umständen, z. B. bei Fixation und hinlänglicher Kleinheit des Netzhautbildes, kann die Localisation jene Form der Ungenauigkeit bekommen, die oben als Punktschwanken beschrieben wurde. Es wird das Gesichtsoject zeitweilig an einen Ort verlegt, wo es nicht ist, da man es in Bewegung sieht, während es thatsächlich ruht. Aber auch in diesem Falle ist eine correcte Localisation insofern vorhanden, als die Antheile des Objectes nicht aus einander zu fallen scheinen. Die Erregungen der einzelnen Flächentheile der gereizten Netzhautstelle haben sich eben commassirt, lassen dadurch die Grösse des Objectes, vielleicht auch etwas von der Gestalt erkennen, manifestiren sich dadurch als local zusammengehörig, und die ganze Erregungsmasse ist es, deren Localisation mangelhaft ist. Ich habe schon auf Grund ganz anderer Thatsachen und an anderem Orte darauf hingewiesen¹⁾, dass die Localbeziehungen der einzelnen Netzhautantheile gegen einander viel festere sind, als der Localeindruck erwarten lässt, den jeder einzelne im Gesamtsehfelde liefert.

Fragen wir weiter: wie stark muss die Erregung sein, damit sie überhaupt eine bewusste Empfindung hervorrufe, so finden wir in der Literatur recht spärliche Beantwortung. Aubert²⁾ hat die Helligkeit eines kleinen Objectes und die Aufhellung des gesammten Gesichtsfeldes auf ihren Schwellenwerth geprüft, und kommt zu dem Resultate, „dass ein Object von grösserem Gesichtswinkel bei geringerer Helligkeit eben noch wahrgenommen werden kann als ein Object von kleinerem Gesichtswinkel“. Die tägliche Erfahrung lehrt, dass die Sichtbarkeit eines Objectes von der Vertheilung des von demselben ausgehenden Lichtes auf der Netzhaut abhängen kann, denn auf die Netzhaut des Kurzsichtigen fällt in der Regel ebensoviel Licht von einem Stern, als auf die Netzhaut des Emetropen, ersterer sieht ihn aber nicht, während ihn letzterer sieht. In diesem Falle ist also die Merkbarekeit der Erregung nicht durch das Product aus Helligkeit und Flächeninhalt des Netzhautbildes gegeben. Anderer-

1) Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen S. 263.

2) Physiologie der Netzhaut S. 47, Breslau 1865, und Grundzüge der physiologischen Optik. Gräfe u. Sämisch, Handb. d. Augenheilkunde Bd. 2 Abth. 2 S. 493.

seits haben Ricco und Asher für sehr kleine Objecte gefunden, dass ihr Aussehen nur von dem genannten Producte abhängig ist.

Da die Wolfberg'schen Messungen aus den oben genannten Gründen mir nicht genügen konnten, habe ich selbst eine Versuchsreihe ausgeführt, um die Abhängigkeit der Grösse eben sichtbarer, aber nicht ganz kleiner Objecte von der Helligkeit zu ermitteln. Dabei hielt ich es für zweckmässig, absolute Zahlen zu suchen, d. i. die Helligkeit in weissem Papier beleuchtet durch Normalkerzen in ein Meter Entfernung, und die Grösse des Objectes in Quadratmillimetern des Netzhautbildes auszudrücken.

Die Versuchsanordnung bestand 1. aus dem Gesichtsubject, einem Quadrat aus reinstem weissen Papier, das in seiner Grösse variirt werden konnte. Nach Art der von Aubert¹⁾ benützten Vorrichtung lassen zwei gegen einander verschiebbare Coulissen zwischen sich das weisse Quadrat sehen, dessen Grösse an einer Theilung abgelesen werden kann. Da das Quadrat von der Seite des Beobachters aus beleuchtet wird, so hat man darauf zu achten, dass die Coulissen keine Schatten werfen und dadurch das Quadrat kleiner erscheinen lassen, als der abgelesenen Coulissenstellung entspricht. Eine passende Construction der Vorrichtung und entsprechende Beleuchtungsrichtung beseitigen diese Gefahr.

2. Eine kleine Glühlampe, die ich mit Hülfe eines Brücke'schen Photometers²⁾ mit einer deutschen Normalkerze auf ihre Leuchtkraft verglichen habe. Sie wurde nicht direct von dem Wechselstrom der Strassenleitung gespeist, sondern unter Einschaltung eines Transformators, dessen secundäre Rolle, wie bei einem Schlitteninductorium verschiebbar, die passende Helligkeit zu suchen gestattet. Ich wählte die Glühlampe statt einer Normalkerze, weil die photometrischen Messungen keinen Zweifel darüber liessen, dass sie viel constantere Helligkeit gab als die Normalkerze. Wenn demnach auch die Wahl meiner Einheit einen nicht zu vermeidenden kleinen Fehler haben mag, so hatte ich doch keine nennenswerthe Schwankungen derselben während der Versuche zu fürchten. Meine Lampe befand sich dauernd in einer Entfernung von 0,5 m vom weissen Quadrat und sendete ihre Strahlen in einer Richtung, welche um 28° von der Verticalen

1) Physiologie der Netzhaut S. 44.

2) Ueber zwei einander ergänzende Photometer. Zeitschr. f. Instrumentenkunde. Januar 1890.

abwich. Das Centrum dieses Quadrates befand sich in der Achse folgender auf einer optischen Bank angebrachten Vorrichtungen, durch welche das beobachtende Auge hindurch zu blicken hatte.

3. Dem Gesichtsubjecte zunächst eine Combination zweier mit Kreistheilung gefasster Nicol'scher Prismen, welche bei der Stellung von 90° dunkles Sehfeld ergaben.

4. Ein Deckgläschen, dazu bestimmt, eine auf's Aeusserste eingedrehte, hinter dem Beobachter angebrachte Gasflamme zu spiegeln und dadurch einen sehr lichtschwachen Fleck im sonst ganz dunklen Sehfeld zur Orientirung zu liefern, damit näherungsweise der Ort markirt war, wo das zunächst unsichtbare Quadrat auftauchen soll. Ich habe diese Einrichtung nur bei der ersten Versuchsreihe verwendet, da das Flammenbild trotz seiner geringen Helligkeit doch Nachbilder liefert und dadurch Fehlerquellen einführt.

5. Ein Diaphragma, dessen Oeffnung 1,95 mm Durchmesser hatte, und das zur Vermeidung störender Reflexe gut geschwärzt war. Ich wendete es an, um von der Pupillenweite, die im Laufe der Versuche variiren konnte, unabhängig zu sein. Will man wissen, wie gross die Helligkeit des Objectes in den folgenden Versuchen für ein unbewaffnetes Auge sein müsste, so hat man über die Grösse der Pupille desselben eine Annahme zu machen. Wäre die Fläche derselben n Mal so gross wie die der Diaphragma-Oeffnung, so muss die gefundene Beleuchtung mit $\frac{1}{n}$ multiplicirt werden. Dabei sind die Reflexionen an den Endflächen der Nicols und am Deckgläschen noch vernachlässigt. Dieses Diaphragma war hart vor das Auge gestellt. Damit ich auch im Dunklen mein Auge in die richtige Stellung bringe, war endlich

6. eine Einbeissvorrichtung mit dem Abdrucke meiner Zähne am Tische befestigt.

Die Entfernung des Quadrates vom Auge betrug 1,5 m.

Bei den sämtlichen Versuchsreihen war ich der Beobachter. Verwendet wurde mein rechtes, schwach myopisches Auge, ohne Correction, da durch das enge Diaphragma die Wirkung der corrigirenden Linse eine unmerkliche war. Die Einstellungen des Quadrates, sowie die Ablesung an den Nicol'schen Prismen besorgte in lebenswürdiger Weise der Assistent am physiologischen Institut, Herr Dr. Al. Kreidl. Er hat mich durch die Opferung so vieler Stunden und die zahlreichen mühsamen Ablesungen zu grossem Danke verpflichtet.

Die Versuche gestalteten sich folgendermaassen: Vor Beginn verweilte ich in dem verdunkelten Zimmer mit geschlossenen Augen und den Kopf mit einem schwarzen Tuch umhüllt durch eine Viertelstunde. Ehe ich die Augen öffnete, biss ich mich in mein Brettchen; beim Oeffnen des rechten Auges sah ich gar nichts, ausser bei der ersten Reihe von Versuchen das Bild des Leitflämmchens, denn das vom beleuchteten Quadrat ausgehende Licht war zu schwach, die dunklen Gegenstände der Umgebung merklich zu beleuchten, auch waren mir dieselben durch das Diaphragma grossentheils abgeblendet, und der Ausblick auf das Quadrat war unmöglich, weil die Nicol'schen Prismen auf 90° gestellt waren. Nun drehte ich ein Nicol so lange, bis das Quadrat eben auftauchte, drehte wieder etwas zurück und so gewöhnlich mehrmals hin und her, bis ich die Grenze der Merkbarekeit erreicht zu haben glaubte.

Es ist unerhört, wie gross die Fehler sind, die man bei diesen Einstellungen begeht. Es kommen Verschiedenheiten um das Doppelte und mehr vor, so dass ich schon glaubte, die Versuche ganz aufgeben zu müssen. Erst die graphische Zusammenstellung der Resultate zeigte mir, dass sie, mit Vorsicht verwendet, Aufschlüsse zu geben vermögen. Zunächst stellte sich heraus, dass es gar keinen Sinn habe, die an der Netzhautperipherie gewonnenen Zahlen mit denen des Netzhautcentrums in eine Reihe zu stellen. Es tritt eben bei vollkommener Adaptation die Trägheit und Stumpfheit des Centrums gegenüber der Peripherie, auf die ich schon vor vielen Jahren hingewiesen¹⁾ und die v. Kries²⁾ jüngst in seiner schönen Arbeit über die Empfindlichkeit der verschiedenen Netzhauttheile und Guillery³⁾ speciell mit Rücksicht auf die Adaptation genauer studirt haben, auf das Grellste hervor. Ich habe demnach jede Versuchsreihe doppelt durchgeführt, für das Centrum und für die Peripherie der Netzhaut. Unter letzterer kommt hier die nächste Umgebung des gelben Fleckes als die empfindlichste Zone allein in Betracht. Die Unsicherheit des Urtheils hängt grossentheils mit den Augenbewegungen zusammen. Bei ruhendem Blicke sieht man ja diese schwachen Lichtflächen überhaupt nicht, man muss die Netzhautstelle stets wechseln, dabei glaubt

1) Ueber intermittirende Netzhautreizung. Pflüger's Arch. Bd. 3 S. 237 und Ueber die Functionsweise der Netzhautperipherie und den Sitz der Nachbilder. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie Bd. 32. 1886.

2) Zeitschr. f. Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane Bd. 15 S. 327.

3) Ebenda Bd. 13 S. 187.

man etwas gesehen zu haben, das bei Festhaltung des Blickes sofort wieder geschwunden ist; macht man etwas heller, um sich zu überzeugen, ob das wirklich das Quadrat war, was man zu sehen glaubte, so bekommt man dadurch ein oder mehrere Nachbilder, die nun wieder beirren u. s. w. Nun gar die Beobachtung mit dem Netzhautcentrum. Man braucht nur etwas seitlich zu blicken, so ist das Quadrat ganz deutlich, man geht wieder zur Fixation über, wo es in dem dicht angehäuften Nebel des dunklen Gesichtsfeldes untertaucht. Hat man es im ersten Momente der Fixation gesehen, oder war es noch an der Peripherie, als es zuletzt sichtbar war? Kurz die Versuche gehören zu den peinlichsten optischen Beobachtungen, die ich kenne.

Ist nunmehr die Einstellung gefunden, bei welcher das Quadrat im indirecten Sehen eben sichtbar wird, so werden die Augen geschlossen, der Kopf umhüllt, der Assistent zündet eine Kerze an, notirt die Grösse des Quadrates, die Stellung der Nicol'schen Prismen, stellt diese wieder auf 90° , und nun wird die zweite Messung für das Netzhautcentrum ausgeführt. Nachdem auch diese notirt ist, wird die Grösse des Quadrates geändert und abermals die beiden Messungen ausgeführt u. s. w. Wenn ich so von den grössten bis zu den kleinsten Netzhautbildern fortgeschritten war, so wurde die ganze Reihe von Bestimmungen nochmals in umgekehrter Ordnung ausgeführt, um etwa eingetretene Aenderungen in der Adaptation oder dergl. zu paralysiren. Aus der Stellung der Nicol'schen Prismen zu einander und der Einfallsrichtung des beleuchtenden Lichtes wurde dann die scheinbare Helligkeit des Quadrates berechnet.

Die Anzahl der Einzelversuche, Fehlergrenzen und Resultate kann ich mir anzuführen erlassen, denn sie ergeben sich wenigstens für die erste Versuchsreihe aus der graphischen Zusammenstellung der Einzel-Messungen in Fig. 7. In einem rechtwinkligen Coordinatensystem sind als Ordinaten die Grössen der Netzhautbilder aufgetragen, derart, dass die Distanz zweier der gezeichneten horizontalen Linien 0,05 qmm entspricht; als Abscissen sind die Helligkeiten des Objectes bei der jeweiligen Stellung der Nicol'schen Prismen aufgetragen, und zwar derart, dass die Entfernung je zweier der vertical gezogenen Linien 0,2 deutsche Meterkerzen bedeuten¹⁾. Es ent-

1) Die Originalzeichnung war in der zehnfachen Grösse auf Millimeterpapier ausgeführt. Zum Zwecke der Reproduction habe ich die eingetragenen Punkte durch Reisstifte deutlicher sichtbar gemacht und die Tafel photographiren lassen.

spricht somit die Abscisse jedes der in Fig. 7 bezeichneten Punkte der Helligkeit des weissen Quadrates, bei welcher sein Netzhautbild von der durch die Ordinate angegebenen Grösse in dem Einzelversuche eben sichtbar wurde.

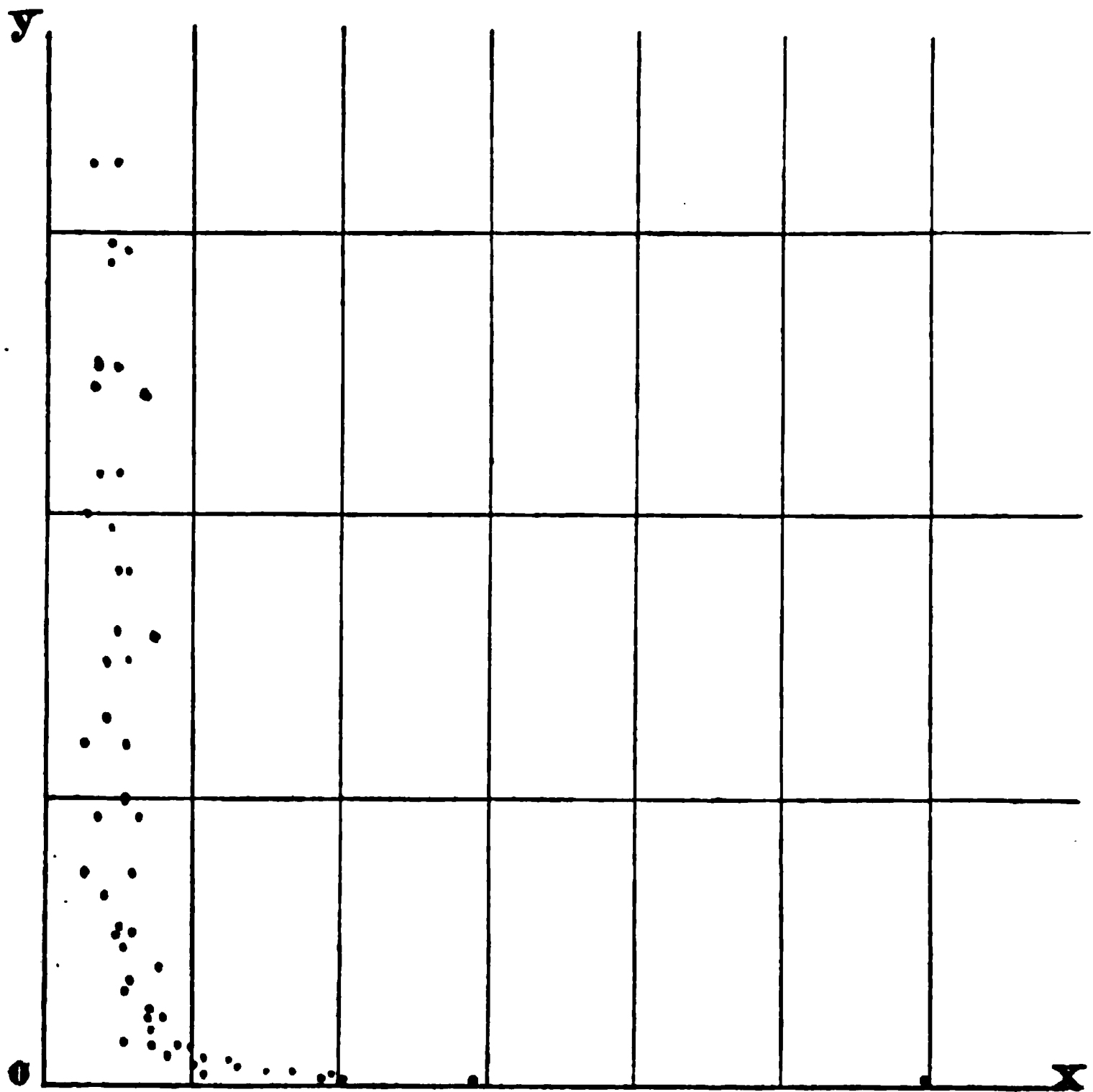


Fig. 7.

Auf Grund der Fig. 7 habe ich dann die ausgezogene Curve, Fig. 8, gezeichnet.

So schlecht die Resultate der Einzelversuche stimmen, wie Fig. 7 zeigt, so lässt sich aus denselben doch Folgendes mit Sicherheit ersehen.

Der fast senkrechte Verlauf des einen Schenkels der Curve besagt, dass innerhalb weiter Grenzen die Wahrnehmbarkeit des Objectes durch die Grösse des Netzhautbildes wenig beeinflusst wird. Diese Grenzen sind gegeben durch den Schwellenwerth der Beleuchtung einerseits und der Helligkeit von circa 0,1 Meterkerzen andererseits. (Ich mache nochmals darauf aufmerksam, dass die genannte

Zahl (0,1) sich auf das bei dem Versuche benützte Auge mit künstlicher Pupille und auf die geschilderte Versuchsanordnung bezieht. Für ein unbewaffnetes Auge mit der Pupillenweite von 8 mm ergeben sich, unter Vernachlässigung der Reflexionen, Zahlen für die Helligkeit, die ca. 40 Mal so klein sind. Dasselbe gilt von allen analogen, später noch anzuführenden Beleuchtungsgrössen.) Wenn der Verlauf

Fig. 8.

doch etwas geneigt ist, wie ich aus Fig. 7 zu schliessen berechtigt zu sein glaube, so heisst dies, dass eben auch für diese grösseren Netzhautbilder die Beleuchtung nicht ganz gleichgültig ist, wie zu erwarten war.

Unterhalb der genannten Grenze macht die Curve eine scharfe Biegung, deren Maximum etwa einem Netzhautbilde von 0,01 qmm Grösse und einer Beleuchtung von 0,16 Meterkerzen entspricht.

Der nahezu horizontal verlaufende Schenkel der Curve zeigt, dass bei hinlänglich starker Erregung die Grösse des Netzhautbildes nur eine untergeordnete Rolle spielt. Beide Thatsachen stimmen mit unseren sonstigen Erfahrungen und Anschauungen überein. Dabei ist hervorzuheben, dass die Lage der beiden Schenkel sich verschieden gegen die beiden Achsen des Coordinatensystems verhalten. Würde das Gesetz bestehen, dass die Wahrnehmbarkeit des Objectes nur von der Gesamtmenge des die Netzhaut treffenden Lichtes abhängt, so müsste die Curve eine Hyperbel sein, müssten sich also die beiden Schenkel gleichartig den beiden Coordinatenachsen nähern. Dem ist nicht so, vielmehr hat sie eine unzweifelhafte Aehnlichkeit mit einer Curve von der Gleichung $y = \frac{1}{x^2}$. Wenn Ricco den Satz gefunden hat, dass die Wahrnehmbarkeit nur von der Gesamtmenge des in das Auge gelangenden Lichtes abhängig ist, und Asher denselben bestätigen konnte¹⁾, so steht das nur scheinbar im Widerspruche mit dem hier Vorgetragenen, denn jener Satz wurde nur für sehr kleine Netzhautbilder aufgestellt. Da ist nun allerdings kaum zweifelhaft, dass der weitere Verlauf des horizontalen Astes jenes Schenkels sich von dem einer Hyperbel kaum wird unterscheiden lassen. Für grössere Netzhautbilder aber, wie ich sie hier in Betracht gezogen habe, ist jener Satz nie aufgestellt worden.

Dass bei diesen kleinen Netzhautbildern wesentlich die Menge des einfallenden Lichtes für die Wahrnehmbarkeit maassgebend ist, stimmt ganz gut mit den oben dargelegten Anschauungen über Diffusion der Erregung; denn es leuchtet ein, dass wenn dieselbe sich schon auf einem kleinen Netzhautterrain ausbreitet, der Grad der Erregung wesentlich von der Quantität der einströmenden Impulse abhängig ist: ob diese durch wenige Pforten stark oder durch viele schwach einströmen, kann dabei gleichgültig sein, sowie die Färbung in der Bucht eines Sees davon abhängig ist, wie viel trübes Wasser in dieselbe einströmt, ob diese Wassermenge durch viele oder wenige einmündende Bäche dem See zufliesst.

Die beiden Schenkel der Curve gehen in ziemlich scharfer Knickung in einander über. Diese liegt aber nicht etwa da, wo sich die Grösse des Netzhautbildes schon der eines Zapfenquerschnittes nähert, vielmehr würde ein Netzhautbild von jener Grösse

1) l. c.

(0,01 qmm) in der Fovea centralis noch näherungsweise tausend Zapfen bedecken.

Vergleicht man nun die besprochene Curve mit der in gleicher Weise gefundenen Curve für das Netzhautcentrum (es ist die punktirte der Fig. 8), so erkennt man sofort die bedeutend höhere Schwelle für den Lichtreiz. Das schärfere Localisationsvermögen vermag auch bei den kleinsten Netzhautbildern diese Stumpfheit nicht zu ersetzen. Auch beginnt der bei abnehmender Bildgrösse zur Wahrnehmung eben nöthige Zuwachs an Helligkeit schon bei grösseren Bildern und wächst rascher, so dass der Scheitel der Curve weniger scharf wird. Würde ich auch hier das Diagramm der Einzelversuche nach Art von Fig. 7 mittheilen, was mir überflüssig scheint, so würde man weiter erkennen, dass die Fehler des Urtheils über Sehen oder Nichtsehen bei der centralen Beobachtung noch bedeutend grösser sind als bei der peripheren. Wieder hängt das mit dem Nebel des dunklen Gesichtsfeldes und mit den fest haftenden Nachbildern zusammen, wohl auch mit den Täuschungen über genaues Fixiren der kaum sichtbaren Objecte.

Die hier besprochenen Versuche haben nach der Auffassung Mancher mit dem Localisationsvermögen der Netzhaut nichts zu thun; nach den gangbaren Anschauungen, besonders der Ophthalmologen, würden sie den Erfahrungen über Lichtsinn, nicht denen über Sehschärfe zuzuzählen sein. Ich habe nun auch das Localisationsvermögen im Sinne der Ophthalmologen in seiner Abhängigkeit von der Helligkeit geprüft, und zwar zuerst in der Weise, dass ich an die Leistungen desselben die geringsten Ansprüche zu machen suchte. Es wurden die Helligkeiten bestimmt, bei denen eben erkannt werden konnte, welche Lage ein Rechteck hat, das doppelt so lang wie breit war. Die Rechtecke wurden von verschiedenen Grössen aus weissem Papiere ausgeschnitten, der Flächeninhalt ihres Netzhautbildes berechnet, und nun der Versuch genau in derselben Form wie früher durchgeführt. Nur hatte jetzt der Assistent zwischen je zwei Messungen ein Rechteck an die Stelle, wo früher das Quadrat war, zu bringen. Es befand sich daselbst ein um die Achse der optischen Vorrichtung drehbarer Schirm, der mit schwarzem Sammt überzogen, bequem die Aenderungen in der Stellung des Rechteckes ausführen liess.

Unter diesen Umständen erhielt ich Resultate, welche in derselben Weise wie die der vorhergehenden Versuche zu Curven verarbeitet, die Fig. 9 ergaben.

Man erkennt sofort, dass hier, wo es sich nicht nur um die Wahrnehmung eines Objectes, sondern auch um die der relativen Lage seiner Theile handelt, im indirecten Sehen (ausgezogene Linie) und noch vielmehr im directen Sehen (punktirte Linie) grössere Netzhautbilder erforderlich sind, wenn dieselben sich jenem kritischen Flächeninhalte nähern oder unter denselben herabsinken. Hingegen

Fig. 9.

ist von gewissen Bildgrössen nach aufwärts ein die Fehlergrenzen übersteigender Unterschied in den Curven Fig. 8 von jenen der Fig. 9 nicht zu erkennen, d. h. sobald man bei grossen Bildern das Object überhaupt sieht, erkennt man auch schon, ob die Langseite des Rechteckes so oder so steht. Interessant ist weiter die weniger scharfe Biegung der Curven.

Ferner habe ich analoge Versuche ausgeführt, bei denen das Localisationsvermögen in höherem Grade in Anspruch genommen

wurde. Es sollten Buchstaben erkannt werden. Ich wählte die Snellen'schen Schriftproben. Als für meine Versuchsanordnung verwendbar zeigten sich die Buchstabenserien, welche mit $D = 50$ bis $D = 5$ bezeichnet sind. Um die Vergleichung mit den vorhergehenden Versuchen zu ermöglichen, habe ich auch bei diesen Buchstaben den Flächeninhalt des Bildes berechnet. Natürlich geht das

Fig. 10.

nur näherungsweise, erstens weil die Buchstaben derselben Reihe nicht genau gleiche bedruckte Flächen haben, zweitens weil an ihnen abgerundete Stellen vorkommen. Ich wählte deshalb das B als Paradigma, dessen bedruckter Flächeninhalt durch 17 eingezeichnete Quadrate gegeben ist.

Dass diese Gesichtsobjecte schwarz sind und sich von weissem Grunde abheben, während die Objecte der vorstehenden Versuche weiss auf schwarzem Grunde waren, wird auf das Resultat voraus-

sichtlich keinen Einfluss haben, zumal ich durch ein recht enges Diaphragma blickte und die Lichtstärken ohnehin sehr geringe waren.

Die Resultate dieser Versuche sind in Fig. 10 zusammengestellt. Man sieht, dass hier bei hinlänglich kleinen Netzhautbildern die Feinheit der Localisation im Centrum die Unterempfindlichkeit schon fast oder ganz aufhebt, denn die beiden Curven scheinen sich zu vereinigen und würden sich bei Fortsetzung der Versuche auf grössere Helligkeiten geschnitten haben. Ferner fällt auf, dass die Helligkeit schon bei viel grösseren Netzhautbildern einen maassgebenden Einfluss auf die Erkennbarkeit ausübt, als in den früheren Versuchsreihen. Unverständlich ist mir die eigenthümliche Delle, welche die Curven im Bereiche der Netzhautbilder von 0,05—0,1 qmm zeigen. Wenn sie nur an einer der Curven sichtbar wäre, würde ich sie für den Ausdruck von Versuchsfehlern halten, obwohl die Einzelversuche unter einander recht gut stimmen. Sie tritt aber ganz ähnlich in beiden Curven auf. Vielleicht sind in den betreffenden Serien gerade solche Buchstaben — es enthält ja jede Serie nur wenige —, die besonders schwer zu erkennen sind.

Die Einstellungsfehler sind bei diesen Versuchen viel geringer als bei den zwei vorhergehenden Versuchsreihen, insbesondere stimmen die wiederholten Ablesungen beim directen Beobachten gut mit einander. Der grösste Fehler bestand darin, dass bei gleicher Buchstabenserie einmal um 28 % heller eingestellt wurde als das andere Mal.

IV. Versuch einer physiologischen Deutung der Erscheinungen.

Aus dem Vorstehenden ergeben sich für die Hell- und Dunkelempfindung des adaptirten Auges folgende Sätze:

1. Die Erregungen zweier an einander stossender Netzhautstellen unterstützen sich gegenseitig (Unsichtbarkeit kleiner, Sichtbarkeit grosser Objecte; Commassirung der grau begrenzten Rechtecke).

2. Die Erregungen mehrerer, durch Zwischenräume getrennter Netzhautstellen confluiren, wenn ihre Intensität ein gewisses Maass nicht übersteigt, zu einer auf das betroffene Netzhautgebiet beschränkten gleichmässigen Erregung. Die Intensität dieser letzteren ist dieselbe, als würden die vorhandenen Reize in vollkommener Vertheilung auf das genannte Gebiet einwirken (Diffusion der Schrift in der Dämmerung).

3. Die gleichmässige Erregung eines Netzhautantheiles, sei sie durch gleichförmig oder ungleichförmig vertheilte Lichtreize entstanden, dehnt sich nicht merklich über die Grenzen desselben aus. (Ein heller Fleck auf dunklem Grunde oder eine schwarz und weiss gestreifte Fläche an der Grenze der Wahrnehmbarkeit erscheinen nicht grösser als sie sind.)

4. Die Erregung einer Netzhautstelle unterdrückt schwächere Erregung gleichen Sinnes in ihrer Nachbarschaft. (Simultaner Contrast. Commassirung der grau begrenzten Rechtecke.)

5. Die Fläche eines an der Grenze der Wahrnehmbarkeit stehenden Netzhautbildes ist näherungsweise verkehrt proportional dem Quadrate seiner Helligkeit (Aehnlichkeit der Curven 8 mit Parabeln). Werden die Netzhautbilder sehr klein, so kann man sie auch als der ersten Potenz der Helligkeit verkehrt proportional betrachten (Aehnlichkeit des horizontalen Schenkels mit dem Schenkel einer Hyperbel), mit anderen Worten, ihre Merklichkeit hängt dann nur von der Quantität des auf die Netzhaut fallenden Lichtes ab.

6. Je complicirter der Umriss der Netzhautbilder ist, desto grösser muss im Allgemeinen ihre zur Erkennung desselben nöthige Helligkeit oder ihre Dimension sein (Curven Fig. 8, 9, 10).

Bei dem Bestreben, sich ein Bild über die diesen Sätzen zu Grunde liegenden physiologischen Vorgänge zu entwerfen, stösst man sofort auf Analogieen mit anderen an die Function des Centralnervensystemes geknüpften Erscheinungen. Zahlreiche Thatsachen der Bewegungs- und Empfindungslehre haben zur Annahme gezwungen, dass verschiedene anscheinend isolirt functionirende und deshalb als einheitliche Organe betrachtete Leitungsbahnen in ihrem Erregungszustand von anderen Leitungsbahnen doch beeinflusst werden können. Diese Beeinflussung kann in einer Erschwerung oder in einer Erleichterung des Erregungsablaufes bestehen, und wurde demnach „Hemmung“ oder „Bahnung“ genannt.

Es will mir scheinen, dass die Physiologie der Netzhaut, also die Physiologie eines Stückes des Centralnervensystemes, bisher vielfach gar zu abgelöst von aller anderen Physiologie des Nervensystemes behandelt worden ist, und dass wir gut thun würden, festen Boden unter den Füßen zu suchen, indem wir uns die Thatsachen des Sehens auf die Eigenschaften der Nervencentren zurückzuführen und

mit dem anatomischen Bau der Netzhaut und ihrer Adnexa in Beziehung zu bringen bestreben. Indem ich dies in Bezug auf die besprochenen Erscheinungen versuchen will, wird es vielleicht nicht überflüssig sein, in kurzen Worten von den neuesten Lehren über den Bau der Netzhaut zu sprechen. Haben sich doch die Ansichten hierüber durch die Arbeiten von Ramon y Cajal, Golgi, Tartuferi, v. Kölliker, Dogiel, Retzius u. A. in den letzten Jahren so wesentlich geändert, dass die Physiologie sich fragen muss, wie nunmehr ihre Erfahrungen mit jenen stimmen.

Fig. 11.

Schema des Baues der Retina nach Cajal (Gebilde der directen Nervenleitung). *A* Schicht der Stäbchen und Zapfen; *B* Körper der Sehzellen (äussere Körnerschicht); *C* Äussere plexiforme Schicht; *E* Schicht der bipolaren Zellen (innere Körnerschicht); *F* Innere plexiforme Schicht; *G* Ganglienzellschicht; *H* Schicht der Opticusfasern; *a* Stäbchen; *b* Zapfen; *c* Bipolare Stäbchenzellen; *f* Bipolare Zapfenzellen; *r* untere Verzweigung der bipolaren Stäbchenzellen; *r*₁ untere Verzweigung der bipolaren Zapfenzellen; *g, h, i, k* Ganglienzellen in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Zone sich verzweigend; *x* Contact zwischen den Stäbchen und den bipolaren Stäbchenzellen; *z* Contact zwischen den Zapfen und den bipolaren Zapfenzellen; *t* Müller'sche oder epitheliale Zelle; *s* Centrifugale Nervenfasern.

Da ist zunächst, entsprechend der Nuronenlehre, von einem directen Zusammenhang der Sehzellen mit dem Organ des Bewusstseins nicht mehr die Rede. Die Leitung soll vielmehr, soweit sie in der Netzhaut liegt, durch drei Neuronen in der Art geschehen, wie es Fig. 11

in halb schematischer Anordnung nach Ramon y Cajal zeigt¹⁾. Es muss also die Erregung in den Zapfen *b* gesetzt, an zwei den beiden granulirten Schichten entsprechenden Stellen „durch Contiguität“ geleitet werden, um in die Opticusfaser zu gelangen. Physiologisch ausgedrückt heisst das, es müsse die Erregung, um von einer Nervenfasern²⁾ zur anderen zu gelangen, zweimal Schichten passiren, welche weder Nervenzelle noch Nervenfasern sind.

Welche Vorstellung können wir uns von diesen Schichten machen? Anatomisch liegt die äussere derselben zwischen den Endbäumchen der Zapfen und Stäbchen-Neuronen und den Dendriden der „bipolaren Zellen“; die innere zwischen den Endbäumchen dieser und den Dendriden bzw. dem Körper der längstbekannten „Ganglienzellen“. Da hier vielerlei andere Zellen und Fasern gelegen sind, so dürfte sie die Zwischenräume derselben als echte Zwischensubstanz erfüllen, oder durchtränken. Physiologisch können wir sie nicht leicht anders auffassen als jene erregungsleitende Zwischensubstanz, die wir kennen als Bindeglied zwischen dem nervösen Endhügel einer Muskelfaser und dem contractilen Theile der letzteren, welche selbst wieder identisch sein dürfte mit der einfachbrechenden Substanz der quergestreiften Muskelfaser, dem Sarkoplasma. Leitet doch letztere auch die Erregung im Inneren der Faser von einem doppelbrechenden Elemente zum anderen, wahrscheinlich ohne selbst contractil zu sein. Auch zwischen den einzelnen Flimmerzellen werden wir eine Substanz von ähnlichen Eigenschaften anzunehmen haben, ebenso zwischen den einzelnen glatten Muskelfasern, da ja durch Engelmann und seine Schule Reizleitungen in Flimmerepithelien und glatten Muskeln nachgewiesen wurden. Wegen der bedeutenden Geschwindigkeit der Leitung wird diese Zwischensubstanz am nächsten zu stellen sein, der Substanz des Achsencylinders einer Nervenfasern. Alle diese haben gemein, dass jedes ihrer Theilchen in einen modificirten Zustand verfallen kann, der sich alsbald den benachbarten Theilchen mittheilt und ohne weitere Anregung sofort wieder verschwindet (Erregung). Von der uns am besten bekannten dieser Substanzen, dem Achsencylinder, wissen wir, dass dieser Erregungsvorgang, der doch wohl

1) Die hier reproducirten Abbildungen und ihre Buchstabenbezeichnung sind entnommen Ramon y Cajal: Die Retina der Wirbelthiere. In Verbindung mit dem Verfasser herausgeg. von R. Greeff. Wiesbaden 1894.

2) Im Sinne der Neuronen-Lehre müsste ich hier besser statt Nervenfasern sagen, ein nach Art einer Nervenfasern leitender Faden oder Lappen.

nur als eine moleculare Umlagerung aufgefasst werden kann, sich näherungsweise in seiner Stärke gleich bleibt, wenn er den ganzen langen Faden, in welchem die erregbare Substanz hier ausgezogen erscheint, durchläuft. Die lebendige Kraft des Leitungsvorganges bleibt also auf dem ganzen Wege fast gleich, wie die lebendige Kraft einer Welle, die sich in einem vollkommen elastischen Stabe fortpflanzt.

Das gibt einen Fingerzeig für das voraussichtliche Verhalten des Erregungsvorganges in den beiden granulirten Schichten der Netz-

Fig. 12.

Schema des Baues der Retina nach Cajal (Gebilde der indirecten Nervenleitung). *A* Aeussere Körner oder Körper der Stäbchen; *B* Körper der Zapfen; *a* äussere oder kleine horizontale Zellen; *b* innere oder grosse horizontale Zellen; *c* innere horizontale Zellen mit absteigenden Protoplasmaästen; *e* abgeplattete Verzweigung einer dieser grossen Zellen; *f, g, h, j, l* Spongioblasten, die sich in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Zone verzweigen; *m, n* diffuse Spongioblasten; *o* Ganglienzelle, die sich in der zweiten Schicht verästelt; *1* äussere plexiforme Schicht; *2* innere plexiforme Schicht.

haut. Tritt eine Erregung durch die Zapfenfaser in diese Zwischensubstanz, so wird sie, da die Leitung nach allen Richtungen, besonders aber in tangentialer möglich ist, sich ausbreiten, aber dabei rasch an Intensität abnehmen, da ihre lebendige Kraft gleich bleiben wird. Wie man sieht, ein Vorgang, der mit den geschilderten Diffusionserscheinungen beim Sehen in der Dämmerung in Analogie steht.

Man kann zur Erklärung der flächenhaften Ausbreitung der Netzhauterregung auch gewisse Zellen, die sogenannten horizontalen Zellen oder die Spongioblasten, der inneren granulirten Schichte heranziehen. Ich führe in Fig. 12 eine Copie nach Ramon y Cajal

vor¹⁾), in welcher halbschematisch diese Zellen eingezeichnet sind unter Weglassung anderer Gebilde, besonders der bipolaren Zellen. Die Ausbreitung der Fortsätze in tangentialer Richtung lässt keinen Zweifel, dass diese Zellen dazu bestimmt sind, die physiologische Leistung einer Netzhautstelle durch ihre Nachbarschaft zu beeinflussen.

Wir haben zwei solche Beeinflussungen besprochen, die Bahnung und die Hemmung. Vorläufig können über die Organe dieser beiden Functionen nur Vermuthungen aufgestellt werden. Mir erscheint unter den denkbaren Möglichkeiten die folgende Hypothese am nächsten zu liegen.

Hypothese.

Die Erscheinungen der Bahnung, der Unterstützung einer Erregung durch die Erregungen der Nachbarschaft, also was wir als Diffusion der Erregungen kennen gelernt haben, sind an die leitende Zwischensubstanz gebunden. Wäre diese Zwischensubstanz wirklich nur in einer Ebene ausgebreitet, so würde sich die durch das Endbäumchen eines Zapfen-Neurons einströmende Erregung flächenhaft fortsetzen, wie die Kreiswelle auf einer Wasseroberfläche, somit, wenn wie im Achsencylinder die lebendige Kraft des Erregungsvorganges constant bleibt, die Intensität desselben proportional der Entfernung abnehmen. Sei cc' der Fig. 13 diese Ebene der äusseren feingranulirten Schichte, ab die unter einem Zapfen-Endbäumchen gelegene Strecke derselben, und entspreche die Höhe a der Stärke der in ab gesetzten Erregung, so würde dab , den Durchschnitt einer Fläche bilden, die in ihren Erhebungen über cc , die Intensität der Erregung bei ihrer Ausbreitung in der Nachbarschaft darstellt. Nun ist die Schichte der Zwischensubstanz keine mathematische Ebene. Würde sich die Erregung von ab nach allen Richtungen gleichmässig ausbreiten können, so würde ihre Intensität mit dem Quadrate der Entfernung abnehmen. Somit wird der Durchschnitt der Mantelfläche nicht mehr dab , sondern etwa eab , sein. Da die Gestalt der Zwischensubstanz in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen steht, so darf angenommen werden, dass auch die Art der Ausbreitung der Erregung inzwischen liegt, also durch eine Fläche versinnlicht werden kann, deren Durchschnitt etwa durch gab , gegeben ist.

1) l. c. S. 18.

Die Consequenzen dieser Erregungsleitung treten nie vollkommen rein zu Tage, weil die erst zu besprechenden Hemmungsvorgänge stets mitspielen; am reinsten zeigen sich erstere bei geringen Reizintensitäten, also im Dämmerungssehen¹⁾.

Innerhalb des geschilderten Ausbreitungsbezirkes wird nun jedes periphere Ende einer bipolaren Zelle (s. Fig. 11) durch die Zwischen-substanz in Erregung versetzt werden können, und zwar wird das um so wahrscheinlicher und um so stärker der Fall sein, je näher die Bipolare dem erregten Zapfenendbäumchen liegt.

Fig. 13.

So erklären sich wenigstens in den Hauptzügen die Erscheinungen der Diffusion von Gesichtseindrücken. Die Erregungen zweier und

1) Vor vielen Jahren hat Bernstein zur Erklärung des psychophysischen Gesetzes über die Ausbreitung einer Erregung nach allen Richtungen hin mit besonderem Bezug auf das Rückenmark und analoge Centren ähnliche Betrachtungen angestellt, indem er sich die Ganglienzellen in physiologischem Zusammenhang und in gleichmässiger Vertheilung dachte, und so die Anzahl derselben ermittelte, welche je nach der Stärke des sich ausbreitenden Reizes noch über ein gewisses Maass erregt werden (Unters. üb. d. Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem. Heidelberg 1871).

vieler benachbarter Zapfen werden sich für die Wahrnehmbarkeit unterstützen können, indem der durch die Reizung des ersten gesetzte Zustand der Zwischensubstanz durch die des zweiten verstärkt wird, wie das auch in der Achsencylindersubstanz des peripheren Nerven der Fall ist (Summation der Reize). Die bipolare Zelle erhält dann stärkere Impulse und führt sie dem Sensorium zu. Ein an sich unsichtbares Feld wird durch den Ansatz eines ebensolchen zweiten sichtbar werden können, eine dunkle Stelle wird unter Umständen ihre mässig helle Nachbarschaft verdunkeln (Commassirung an der Fig. 2 und 3). Es erklärt sich, warum eine an sich unsichtbare, weisse Linie auf dunklem Grunde durch die nicht unmittelbare Nachbarschaft einer und mehrerer paralleler, gleicher Linien wenigstens als Theil eines grauen Fleckes sichtbar wird, indem einerseits der physiologische Zerstreuungskreis *gg*, der Fig. 13 über das Bereich der durch Licht erregten Zapfenfasern hinausgreift, also die Zwischenräume des Linienbildes subjectiv erhellt, andererseits die den gereizten Zapfenfasern zunächst liegenden Stellen der Zwischensubstanz nicht in so starke Erregung versetzt werden, als wenn der Reiz eine ausgedehntere Netzhautfläche gleichmässig treffen würde.

So rücken die durch die Figuren *a—f* (Fig. 1 S. 121) veranschaulichten Wirkungen der physiologischen Zerstreuungskreise dem Verständnisse näher. Es ergibt sich das Sichtbarwerden heller und dunkler Linien in der Dämmerung bei Erhöhung der Helligkeit (*a u. b*) und bei Vergrösserung des Netzhautbildes (*c—e*). In beiden Fällen nimmt die Erregung der Zwischensubstanz an den vom Licht getroffenen Netzhautstellen zu, im ersten Falle wegen stärkerer Reizung, im letzteren wegen stärkerer Bahnung.

Damit ist aber noch nicht erklärt, dass in beiden Fällen auch der schwarze Grund an scheinbarer Helligkeit abnimmt. Erst sah man Grau, jetzt geht dieses allmählig in wirkliches Schwarz über.

Dieses beruht nun, nach der Hypothese, die ich zu entwickeln im Begriffe bin, auf Hemmung, und die Organe derselben mögen jene oben genannten, nicht der directen Leitung dienenden Zellen sein. Dabei denke ich zunächst an die „horizontalen Zellen“. Sie scheinen nach ihrem anatomischen Verhalten für eine solche Wirkung sehr geeignet, indem man bei ihnen findet, was die physiologischen Erfahrungen postuliren. Indem ich in Fig. 14 noch drei solche Zellen in verkleinertem Maasstabe nach Cajal copire, mache ich auf die ungemein üppige tangential Verästelung derselben auf-

merksam, die durch einzelne sehr lange Aeste bis in relativ entfernte Netzhautantheile reicht. In Fig. 15 copire ich einen solchen Achsencylinderfortsatz mit seinen eigenthümlichen Endverzweigungen.

Stellen wir uns vor, dass diese Zellen bei Belichtung der betreffenden Netzhautstelle in Erregung gerathen, und ihre Fortsätze nun auf die benachbarte leitende Zwischensubstanz, in der sie endigen, hemmend einwirken. Dabei mag es dahingestellt

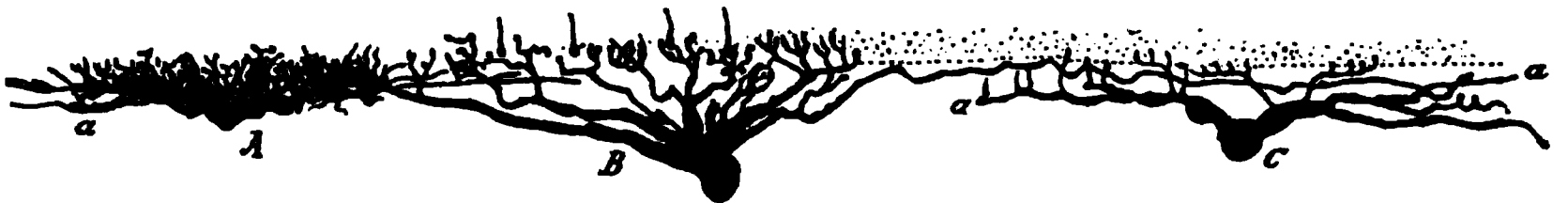


Fig. 14.

Horizontale Zellen aus der Retina des Hundes nach Cajal.

A Aeussere horizontale Zelle; B Innere horizontale Zelle mittlerer Grösse ohne absteigende protoplasmatische Fortsätze; C Innere horizontale Zelle von kleinerer Dimension; a horizontal verlaufender Achsencylinder.

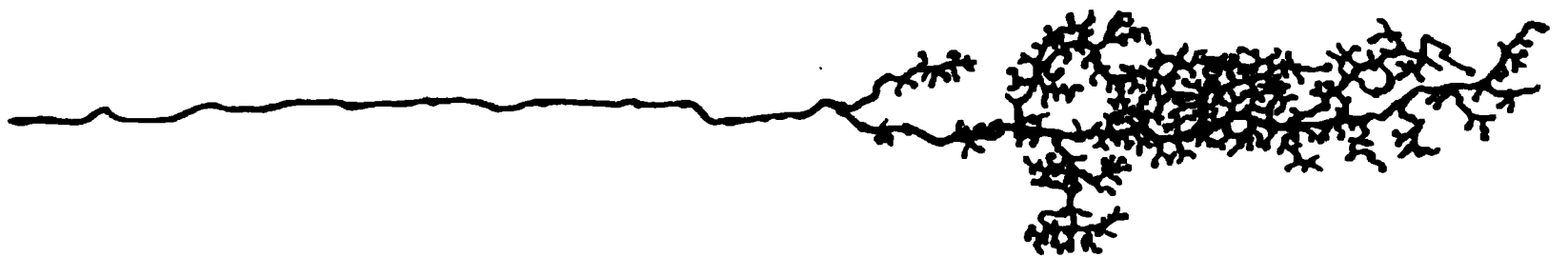


Fig. 15.

Endverzweigung einer horizontal verlaufenden Faser aus der äusseren plexiformen Schicht des Hundes.

bleiben, ob diese Zellen vielleicht durch das Licht direct reizbar sind, oder ob einzelne ihrer anscheinend gleichartigen Fortsätze, wie Dendriden wirkend, durch die Zwischensubstanz erregt werden, und dann unter Vermittlung des Zellkörpers die zahlreichen Endbäumchen in Action setzen. Eine Hemmungswirkung auf die Zwischensubstanz anzunehmen, scheint mir Angesichts der zweifellosen Thatsachen der Hemmung und der modernen Neuronenlehre nicht zu gewagt. Andere Annahmen würden mit gewissen Sätzen dieser Lehre in Widerspruch gerathen. Auch scheint es mir nicht zu unwahrscheinlich, dass durch nervöse Einflüsse die moleculäre Beweglichkeit der leitenden Substanz herabgesetzt werde, da wir doch experimentell dieselbe Wirkung am Achsencylinder erzielen können. (Elektrotonus, nach gewisser Deutung; Wirkung von Giften.)

Die Erscheinungen des mit zunehmender Helligkeit steigenden Localisationsvermögens erklären sich unter der weiteren Annahme, dass diese Hemmungswirkungen bei sehr geringen Netzhautreizen

verschwindend sind, und bei Zunahme der Lichtintensität bis zu dem Optimum der Localisation erst langsam, dann rasch ansteigen. Die Hemmungswirkungen bei dem System weisser Streifen auf dunklem Grunde, welches Fig. 1 *a* und *b* darstellt, sind bei *a* sehr geringe, so dass während die Wirkung gegenseitiger Bahnung deutlich zum Ausdruck kommt, die Empfindungsintensität an den Stellen der schwarzen Zwischenräume nur wenig geringer ist als an den beleuchteten Netzhautstellen. Sind die Erregungs differenzen unter der Schwelle der Merkbareit, wie für *a* vorausgesetzt sein mag, so erscheint die gestreifte Fläche als grauer Fleck von der halben Helligkeit der weissen Umgebung. Steigt aber die Grösse des Reizes z. B. auf das Doppelte (wie in *b*), so steigt nicht nur die Erregung an den belichteten Netzhautstellen, sondern auch die Hemmung an den nicht belichteten, so dass die Differenzen zwischen den beiden Empfindungsgrössen, somit die Merkbareit der weissen Streifen zunehmen. Das Grau der Zwischenräume wird tiefer, um schliesslich einem völligen Schwarz Platz zu machen¹⁾. Durch solche Hemmung erklärt sich weiter die Tendenz zum Auftreten scharfer Contouren, sobald die hinlängliche Helligkeit erreicht ist, und der Umstand, dass ein eben sichtbarer Fleck trotz Bahnung bzw. Diffusion nicht grösser erscheint, als er ist, ferner mit Rücksicht auf die theilweise sehr langen Fortsätze der „horizontalen Zellen“ die besonders von Mach (l. c.) genauer studirten Höfe, d. i. das Auftreten von scheinbaren Helligkeitsdifferenzen an den Grenzen zweier ungleich erhellter Felder, und die sich daran schliessenden Erscheinungen des sogenannten simultanen Contrastes, für welche der genannte Forscher schon an eine Art Hemmung gedacht hat. Er sagt: „Es ist nicht unwahrscheinlich“ „dass von der Erregung einer Stelle“ (der Netzhaut) „desto mehr oder weniger in das Sensorium abfliessen könne, je weniger, beziehungsweise mehr die ganze Netzhaut erregt ist. Die Er-

1) Ich habe in der genannten Zeichnung der Anschaulichkeit wegen die Empfindungscurve um eine horizontale schwanken lassen, welche in *b* doppelt so hoch liegt wie in *a*, nachdem ich die Helligkeit des Netzhautbildes in *b* doppelt so gross angenommen habe wie in *a*. Dies steht, wie man sieht, im Allgemeinen im Widerspruche mit dem Fechner'schen Gesetze, könnte aber in einem speciellen Falle richtig sein, wesshalb ich mich nicht gescheut habe, die Zeichnung so auszuführen. Ohne hier auf diese Verhältnisse näher einzugehen, sei doch erwähnt, dass man daran denken könnte, das Fechner'sche Gesetz für Gesichtseindrücke auf diese Hemmungen zurückzuführen.

regungen zweier Stellen versperren sich so zu sagen gegenseitig den Abfluss zum Sensorium.“

Mit dieser Hemmungswirkung auf grössere Entfernungen wird es auch zusammenhängen, dass schwarze Streifen auf weissem Grunde in grösserem Abstände von einander aufgetragen, noch als solche zu erkennen sind, wenn sie enger gestellt schon als graue Fläche erscheinen. Die grosse Menge des umgebenden Weiss bewirkt eben eine merklich stärkere Hemmung als die geringe Menge der nächsten Umgebung allein bewirken kann.

Es ist wohl kaum nöthig, darauf aufmerksam zu machen, dass die hier vorgetragene Theorie mannigfache Modificationen erfahren kann, ohne an Berechtigung einzubüssen. Diese sucht sie ausschliesslich in dem Nachweise, dass mit den heutigen anatomischen und physiologischen Kenntnissen concrete Vorstellungen über die optischen Erscheinungen des besprochenen, eng begrenzten, Gebietes verknüpft werden können, wir es also nicht mehr nöthig haben, uns solcher gänzlich zu entschlagen.

Ob man wirklich die von der Neuronenlehre geforderte Zwischen-substanz als Träger der Bahnungen, und die „horizontalen Zellen“ als solche der Hemmung annehmen will, oder ob man es vorzieht, die Diffusion durch die „amakrinen Zellen“, die durch ihre zahlreichen tangential verlaufenden Fortsätze dazu geeignet erscheinen, oder durch andere vermittelt sein zu lassen, ebenso ob man die Hemmungsvorgänge in andere Gebilde verlegt, ist vorläufig Geschmackssache¹⁾.

Man braucht den Werth derartiger schwankender Hypothesen nicht hoch anzuschlagen, vortheilhafter aber dürfte es doch sein, in solcher Weise mit den Vorstellungen und Begriffen aus der Anatomie und Physiologie des Centralnervensystemes zu hantiren, als sich, von dem Boden dieser gänzlich losgelöst, nur in ferne hergeholten Bildern und Gleichnissen zu bewegen.

Es wäre verlockend, auf Grund der vorgetragenen Theorie die Erklärung zahlreicher optischer Erscheinungen zu versuchen, z. B. das Mosaik der Purkinje'schen Lichtschattenfigur²⁾ und die da-

1) Ich habe Zellen, welche durch ihre Fortsätze hemmende Wirkungen ausüben, schon vor Jahren zur Erklärung gewisser centraler Erscheinungen voraussetzen müssen (Entw. z. e. Erklärung d. psychischen Erscheinungen S. 106).

2) Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne Bd. 1. Prag 1823.

mit augenscheinlich verwandte Erscheinung der Knickung bewegter Linien¹⁾ auf die ungleiche Trägheit in der Function der Zapfenneurone und der „horizontalen Zellen“ zurückzuführen, und dgl. m., ja ich bin überzeugt, dass wir nur auf diesem Wege zu einer genügenden Theorie der Farbenempfindung gelangen werden. Doch steht, wie mir scheint, die ganze Neuronenlehre und insbesondere ihre Anwendung auf den Bau der Netzhaut noch auf zu schwachen Beinen, um zu einem solchen Unternehmen zu ermuthigen. Besonders was die Farbentheorien betrifft, muss ich mich der Anschauung von Kries anschliessen, nach welcher wir uns vorläufig noch zu bescheiden haben.

V. Die physiologischen Zerstreuungskreise von Farbenempfindungen.

Stellt man ein Schachbrettmuster aus zwei verschiedenen Farben her, so sieht man bei hinlänglicher Kleinheit der Netzhautbilder die Mischfarbe. Die Grösse der einzelnen Quadrate bezw. ihrer Netzhautbilder, bei welcher die Diffusion der Empfindung eben vollkommen wird, hängt selbstverständlich von der Beleuchtung ab. Schon im Jahre 1879 hat Brücke²⁾ gezeigt, dass bei gegebener Beleuchtung jedes Farbenpaar bei grösseren Netzhautbildern verschmilzt, als dies Schwarz und Weiss thun, und dass es überhaupt bei der Unterscheidung von Details im Netzhautbilde viel mehr auf die Helligkeitsunterschiede ankommt, als auf die Farbenunterschiede. Er sah in diesem Verhalten eine Stütze der Young-Helmholtz'schen Theorie, und ein Argument gegen die Parallelstellung der Farbenpaare Roth-Grün und Gelb-Blau mit dem Paar Schwarz-Weiss.

Hier interessiren uns diese Thatsachen, weil sie zeigen, dass die Stellung der Farben innerhalb der Reihe der Farbentöne in Bezug auf die Erscheinungen der Diffusion und des Contrastes eine untergeordnete Rolle spielt neben der Helligkeit dieser Farben, sobald wir uns der Grenze der Wahrnehmbarkeit nähern. Die Gegensätzlichkeit der Complementärfarben ist hier von ganz anderer Bedeutung,

1) E. von Fleischl, Physiologisch-optische Notizen IV. Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wissensch. Bd. 96 Abth. 3. 1882.

2) E. Brücke, Ueber einige Consequenzen der Young-Helmholtz'schen Theorie. 1. Abhandlung. Sitzungsber. d. Wiener Akademie d. Wissenschaft Bd. 80 Abth. 3. Juli 1879.

als die Gegensatzlichkeit von Hell und Dunkel. Ja die Eigenschaft der Complementärfarben, sich gegenseitig zu heben, scheint an der Grenze der Wahrnehmbarkeit gänzlich zu schwinden.

Ich fertigte mir ein Schachbrettmuster aus complementär gefärbten Papieren an, die näherungsweise gleich hell waren. Die Farben waren Roth und Grün. Das Muster war eingerahmt mit einer Reihe von abwechselnd weissen und schwarzen Quadraten. Die Seite jedes Quadrates betrug 1 cm. Um sicher zu sein, bei der Betrachtung dieser Tafel aus grösserer Entfernung sowohl eine merkliche Mitwirkung binocularer Farbenmischung, als auch physikalischer Zerstreuungskreise auf der Netzhaut auszuschliessen, beobachtete ich mit einem durch ein Brillenglas corrigirten Auge, vor welches ausserdem ein Diaphragma von 0,8 mm Durchmesser gehalten wurde. Unter diesen Umständen durfte wohl das Netzhautbild als sehr scharf vorausgesetzt werden. Die Herabsetzung der Helligkeit, welche die enge Lücke bewirkt, glich ich durch Erhöhung der Beleuchtung aus, indem ich die Tafel entweder direct von der Sonne, oder von einer mit Condensor versehenen elektrischen Bogenlampe bestrahlen liess.

Ob man sich nun von der Tafel allmählig entfernt oder in geringer Entfernung die Beleuchtung herabsetzt, immer kommt man an eine Grenze, bei welcher das Schachbrettmuster zu einem gleichmässigen Grau verschwommen war, die Umrahmung aber noch deutlich die weissen und schwarzen Flecken zeigt.

Um weiter ein Urtheil darüber zu gewinnen, ob die Complementärfarben vor anderen Farbenpaaren in Bezug auf die Diffusion der Empfindung irgend etwas voraus haben, fertigte ich zwei weitere ebenso grosse und ebenso umrahmte Schachbrettmuster an. Das eine hatte das Farbenpaar Orange und Rosa, das andere Ultramarin und Kirschroth. Die Componenten jedes Paares waren mit Hülfe des Brücke'schen Apparatchens für heterochrome Photometrie¹⁾ auf ihre Helligkeit geprüft und hatten sich als ziemlich gleich hell erwiesen; das eine Paar (Orange-Rosa) aber hatte eine Helligkeit, die etwas grösser, das andere (Ultramarin-Kirschroth) eine solche, die etwas kleiner war als die Helligkeit der complementären Farben (Roth-Grün), welche die zuerst genannte Tafel bildeten. Trotz einer

1) Ueber zwei einander ergänzende Photometer. Zeitschr. f. Instrumentenkunde 1890.

grossen Auswahl farbiger Papiere war es mir eben nicht möglich gewesen, eine grössere Anzahl von der für den Versuch wünschenswerthen Helligkeit und Farbe zu finden, wesshalb ich zu dem Auskunftsmittel griff, ein Paar heller, das andere dunkler zu wählen, als das Vergleichspaar ist.

Betrachtet man nun diese drei Tafeln gleichzeitig und bei gleicher Beleuchtung unter den eben geschilderten Vorsichtsmaassregeln, so gewahrt man sofort, dass die Complementärfarben bei Entfernung des Beschauers oder bei fortschreitender Verdunkelung durch Diffusion der Empfindung schon verschwunden sind, wenn die nicht complementären Farben zum gleichmässig gefärbten Felde verschmelzen, dass sie demnach vor diesen betreffs der Diffusion nichts voraus haben. Ja, wenn man entscheiden müsste, bei welcher von meinen drei Tafeln die Farben zuerst unsichtbar werden, so würde man die der Complementärfarben angeben, dann kommt die dunklere (Ultramarin und Kirschroth), dann — und bei dieser ist der Unterschied recht merklich — die hellste (Orange und Rosa). Doch halte ich es für kaum zweifelhaft, dass diese Differenzen nicht in der Natur der Farben, sondern nur in der Helligkeitsdifferenz der Felder begründet sind. Es ist eben trotz Brücke's Photometer nicht möglich, Papiere von so nahestehender Helligkeit zu finden, dass sie die Prüfung des geschilderten Versuches bestehen würden.

Um die geringe Bedeutung der Farbe neben der Helligkeitsdifferenz noch weiter zu prüfen, fertigte ich ein Schachbrettmuster ganz von der Art des genannten roth-grünen an, nur ersetzte ich das Grün durch ein zweites Roth, das nahezu dieselbe Helligkeit hatte wie das erste, aber etwas gesättigter war und dem Purpur näher stand. Trotz der grossen Aehnlichkeit der Farben dieses Musters verschwanden die Felder beider in Entfernungen von unbedeutender Differenz, nämlich in der rothrothen Tafel bei 750 cm, in der rothgrünen Tafel bei 820 cm, was schon fast innerhalb der Versuchsfehler lag.

Wenn demnach die Diffusion der Farbenempfindungen eine Function der Helligkeit ist, so wird dieselbe bei verschiedenen Helligkeitsunterschieden ungleich gross sein, und es wird der Fall eintreten können, dass Helligkeitsunterschiede noch wahrgenommen werden, wo eine Diffusion der Farbenempfindung schon merkbar ist. Darauf beruht folgende Erscheinung: Ein weisses Feld wird durch 1—2 mm dicke Linien in Quadrate von 1 cm Seitenlänge eingetheilt. In ein

solches weisses Quadrat klebte ich eine Kreisscheibe aus farbigem Papier, deren Radius näherungsweise dem eines in das Quadrat eingeschriebenen Kreises gleich ist. Wie zu erwarten war, sieht man aus einiger Entfernung nun nicht einen farbigen Kreis, sondern ein farbiges Quadrat. Besonders auffallend ist das, wenn man Gruppen solcher Quadrate mit der gleichen Farbe versieht, aber zwischen je zweien derselben ein weisses Quadrat übrig lässt. Unter solchen Umständen verstärken sich nach dem Eug. Fick'schen Principe¹⁾ die Farbeindrücke gegenseitig.

Lehrreicher ist folgender Versuch. Ein Schachbrettmuster aus Papier-Quadraten der verschiedensten Farben in möglichst unregelmässiger Weise angeordnet, zeigt, in entsprechender Entfernung betrachtet, ein fleckiges oder scheckiges Aussehen; man erkennt die Quadrate hellerer Farbe noch ganz gut, andere scheinen verschmolzen, und man sieht zahlreiche Farben. Hat man nun ein solches Quadrat, dessen Farbe man deutlich erkannt zu haben glaubt, in's Auge gefasst und tritt näher, so bemerkt man gewöhnlich, dass es eine andere Farbe hat, wie erwartet wurde, und dass die vorgetäuschte Farbe von einem Nachbarquadrat, das man gar nicht bemerkt hatte, mitbedingt war. Diese Erscheinung kenne ich, seit Brücke seine Studien über die Young-Helmholtz'sche Theorie angestellt hat, für welche er sich die eben beschriebene Tafel anfertigen liess. Sie ist auch nur eine Theilerscheinung von jener, welche er²⁾ an derselben beobachtet und mit Bezug auf die Grundfarbentheorie geschildert hatte. Entfernt man sich nämlich noch etwas weiter von der Tafel, so sieht man schliesslich auf dem scheckigen Grunde nunmehr drei Farben: Purpur, ein Grün-Blau und Gelb, also die Typen der Mischfarben jener Theorie.

Diese Erscheinung ist so auffallend und für die Diffusion der Farbenempfindungen so interessant, dass ich mich auf die Erfahrungen an der einen Tafel nicht beschränken wollte, wäre es doch möglich gewesen, dass wir es hier mit dem Effect von zufällig getroffenen Farbencombinationen, nicht der Functionsweise unseres Sehorganes zu thun haben. Ich liess desshalb eine zweite Tafel anfertigen, die

1) Eine Notiz über Farbenempfindung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 17 und 39.

2) Ueber einige Consequenzen der Young-Helmholtz'schen Theorie. Sitzungsber. d. Wiener Akademie d. Wissensch. Bd. 80 Abth. 3. Juli 1879.

sich von der Brücke'schen in Folgendem unterscheidet: erstens waren die Helligkeitsdifferenzen bedeutend vermindert. Während bei Brücke Quadrate von Dunkelviolet und solche von Hellgelb die Endstufen der Helligkeiten darstellten, wählte ich lauter Papiere, welche bei Betrachtung mit freiem Auge den Eindruck von ziemlich übereinstimmender Helligkeit machten. Zweitens überliess ich die Reihenfolge der verschiedenen Farben wie Brücke dem Zufalle, so dass ein buntes Gemisch entstand, jedoch mit der Ausnahme, dass ich es vermied, zwei gleichfarbige Quadrate neben einander zu setzen. Drittens benutzte ich nicht wie Brücke acht Farben, sondern achtzehn. Dieselben waren: Erbsgrün, Waschblau, Taubenblau, Hellgrün, Mennigroth, Blau, Kirschroth, Saftgrün, Chokoladebraun, Himmelblau, Carminroth, Zinnoberroth, Laubgrün, Grau, Kaffeebraun, Violet, Fleischroth, Goldgelb.

Bringt man diese Tafel nun in directes Sonnenlicht, betrachtet sie wieder mit dem durch Linse und Diaphragma bewaffneten Auge aus hinlänglicher Entfernung, so fällt abermals dasselbe Grün-Blau und Purpur auf, wie bei der ersten Tafel. Ja diese beiden Farben scheinen mir genau dieselbe Nuance zu haben. Das Gelb aber, das in Brücke's Tafel durch hellgelbe Quadrate, die am weitesten sichtbar bleiben, vertreten ist, fehlt in meiner Tafel; es ist eben nur durch verschiedene Arten von Braun und ein nicht sehr helles Goldgelb vertreten. Rücke ich nun etwas näher heran, so tauchen einige Quadrate in mehr oder weniger ausgeprägter, gelblicher Farbe auf, so dass ich, wüsste ich nicht, dass ein gewöhnliches Gelb in der Tafel fehlt, sie sofort für gelb erklären würde. Neben diesen einzelnen, gelben Quadraten prävalirt bei dieser Entfernung immer noch Grün-Blau und Purpur. Fasse ich ein solches gelb und hell erscheinendes Quadrat in's Auge und gehe näher an die Tafel heran, so entpuppt es sich als ein hellgrünes (dieses Hellgrün dürfte die hellste verwendete Farbe sein), das aber in seiner unmittelbaren Nachbarschaft mehrere Quadrate von warmen Tönen (Braun, Roth, Mennige) hat. Nie trat ein goldgelbes Quadrat in der Entfernung als Gelb selbstständig hervor, es war dazu zu wenig hell.

Endlich habe ich eine Tafel anfertigen lassen, auf der bloss die drei Grundfarben der Drei-Farben-Theorie, so gut dieselben durch farbige Papiere zu reproduciren sind, vertreten waren; natürlich wieder in möglichst ähnlicher Helligkeit, in Quadraten von 1 cm Seitenlänge, und in unregelmässigster Anordnung. Abermals

tauchte das Grün-Blau und Purpur auf, sobald man die Tafel in geeigneter Entfernung betrachtete. Gewöhnliches Gelb war in grosser Entfernung nicht zu sehen. Fragt man sich, ob ein Braun sichtbar sei, so wird man wohl geneigt sein, dies zu bejahen, doch ist die Unterscheidung vom Purpur nicht sicher. Rückte ich nun etwas näher, so sprangen zwei Quadrate in die Augen, welche hellgelb erschienen. Beide waren am Rande des Schachbrettmusters, stiessen also mit einer Seite an den grauen Grund. Als ich weiter zusah, so zeigte sich, dass beide Quadrate grün waren, sie aber die einzigen Quadrate dieser Farbe im ganzen Schachbrettmuster sind, an welche zufällig drei rothe Quadrate angrenzten. In einem Falle stiessen die drei rothen Quadrate an drei Seiten des grünen, im zweiten stiessen zwei rothe Quadrate an die an einander stossenden Seiten des grünen, und das dritte rothe Quadrat lag in dem Winkel zwischen den beiden ersten, berührte also nur die Ecke des grünen. Die erste Lagerung scheint die günstigere zu sein, denn jenes Quadrat zeigte das Gelb auffallender.

Bei Betrachtung solcher und besonders der vielfarbigen Schachbrettmuster tritt noch ein Phänomen zu Tage, das unser Interesse in Anspruch nehmen darf. Es werden, aus passender Entfernung gesehen, Helligkeitsunterschiede auffallend, die in der Nähe nicht oder doch nicht so leicht bemerkt werden, indem sich mehrere Quadrate dunklerer Färbung von solchen hellerer Färbung scharf abheben; dadurch entsteht das scheckige Aussehen dieser Tafeln, das in der Entfernung viel auffallender ist als in der Nähe. Gruppen von Quadraten können fast schwarz, andere ganz hell erscheinen, während sie sich in der Nähe von unbedeutender Helligkeitsdifferenz erweisen. Augenscheinlich haben wir es hier mit der oben besprochenen Commassirung zu thun, merkwürdig dabei aber ist, dass sich hier die Helligkeits- und die Farbenempfindung derselben Netzhautstelle verschieden verhalten kann. Um bei dem oben angeführten Beispiele zu bleiben: ein braunes Quadrat kann sich in Bezug auf die Helligkeit mit einem dunkelblauen, rechts gelegenen commassiren, dabei aber einem hellen, grünen auf der linken Seite einen Stich in's Gelbliche verleihen. Es ist eben die Diffusion der Helligkeitsempfindungen und die Diffusion der Farbenempfindungen eine verschiedene.

Will man Helligkeits- und Farbenempfindungen an der Grenze ihrer räumlichen Wahrnehmbarkeit in eine Parallele stellen, so kann

man folgenden Satz aussprechen: Helligkeits- und Farbenempfindungen haben die Neigung zur räumlichen Commassirung, wobei die ersteren unter Vermeidung der grauen Töne sich in ein Nebeneinander von Schwarz und Weiss, die letzteren unter Vermeidung von Roth, Grün und Indigoblau sich in ein Nebeneinander von Gelb (Braun), Grün-Blau und Purpur vereinigen.

Dass ich im Vorstehenden die Grenze der Wahrnehmbarkeit fast ausschliesslich in der Verkleinerung der Netzhautbilder, nicht in der Herabsetzung ihrer Helligkeit suchte, hat seinen Grund in dem bekannten, ungleichen Verhalten der Empfindungen verschiedener Farben bei Herabsetzung der Helligkeit.

Ich kann das Capitel von der Diffusion der Farbenempfindungen nicht verlassen, ohne noch des Fick'schen Phänomens zu gedenken. Es besteht bekanntlich darin, dass eine Gruppe von gleichgefärbten Flecken im dunkeln Felde ihre Farbe noch erkennen lässt, wenn ein einzelner von ihnen nur mehr hell und nicht mehr farbig erscheint¹⁾. Wie ich schon an anderem Orte hervorgehoben habe²⁾, glaube ich, dass diese interessante Erscheinung in der Functionsweise eines höher gelegenen, optischen Centralorganes begründet ist. Jedenfalls dürfte sie mit dem hier Besprochenen nicht in unmittelbarem Zusammenhange stehen. Denn das Fick'sche Phänomen tritt auch noch auf, wenn die Lichtpunkte so weit von einander entfernt sind, dass von einer Diffusion in unserem Sinne nicht leicht die Rede sein kann. Die Punkte können sehr klein sein, und ihre Distanz von einander kann das Vielfache ihres scheinbaren Durchmessers betragen.

Ohne mich übrigens näher mit dem Phänomen beschäftigt zu haben, glaube ich noch einen anderen Unterschied von den Diffusionserscheinungen angeben zu können. Er bezieht sich auf die Mischung von Farben. Ich habe mir drei Tafeln angefertigt, von denen die erste schwarzen, die zweite grauen, die dritte weissen Grund hatte. Auf jeder derselben waren drei Gruppen von in regelmässigen Abständen angebrachten Quadraten aufgeklebt, eine von rothen, eine von blauen und eine von regelmässig abwechselnden rothen und

1) l. c.

2) Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen S. 182.

blauen. Diese sämtlichen Quadrate von 1 cm Seitenlänge waren aber so gestellt, dass sie sich nirgends näher kamen als auf 1 cm.

Unter diesen Umständen sieht man an den einfarbigen Gruppen das Fick'sche Phänomen sehr schön, indem diese ihre Farben noch deutlich zeigen bei Beleuchtungen oder in Entfernungen, bei denen in den gemischten Gruppen kein Quadrat mehr eine Farbe erkennen liess. Der Unterschied gegen die Diffusionserscheinungen liegt nun darin, dass die gemischte Gruppe unter diesen Umständen mir nie die Mischfarbe zeigte. Waren die Farben der einzelnen Quadrate verschwunden, so zeigte auch das ganze Feld keine dominirende Farbe mehr. Die Diffusion der Farbenempfindungen hat aber, wie wir sahen, gerade eine grosse Neigung, die Mischfarben vortreten zu lassen.

VI. Hemmung der Diffusion von Farbenempfindungen.

Während wir gewisse Erscheinungen des simultanen Farben-contrastes kaum anders zu deuten vermögen, als durch die Hemmung, welche die Erregung einer Netzhautstelle der gleichsinnigen Erregung der Nachbarschaft entgegenstellt, diese also für die complementäre Farbe empfänglicher macht (während andere Erscheinungen des Contrastes mit Recht den Namen Urtheilstäuschungen führen), haben wir eben gesehen, dass bei farbigen Feldern, deren Netzhautbilder sich der Grenze der Wahrnehmbarkeit nähern, ein solcher Contrast, ein gegenseitiges Sich-Heben, nicht mehr in merklichem Grade vorhanden ist. Es fehlt bei Netzhautbildern von einer Grösse, welche Commasirung von Helligkeitsempfindungen, die ja, wie wir sahen, auch theilweise auf solcher Fernwirkung beruht, noch gestatten. Es sind also Netzhautbilder denkbar, in denen sich Farben und Helligkeiten in solcher Vertheilung und Abstufung vorfinden, dass die Helligkeitsunterschiede noch Hemmungen bewirken, die Farbenunterschiede nicht mehr. Die oben angeführten Erscheinungen an dem bunten Schachbrettmuster, die ja diesen Bedingungen entsprechen, liessen vermuthen, dass die Wechselwirkungen der Farbenempfindungen unabhängig von denen der Helligkeitsempfindungen ablaufen. Das ist aber unter gewissen Umständen nicht der Fall. Es gibt eine Hemmung der Diffusion von Farbenempfindungen durch Helligkeitsunterschiede, und darauf beruht die oftgenannte, in der Kunst und dem Kunsthandwerk so viel angewendete, eigenthümliche Wirkung der Contouren.

Was zunächst die Helligkeit der Umgebung eines farbigen Feldes betrifft, so lässt sich an Quadratcentimetern farbigen Papiere leicht Folgendes constatiren. In sechs Quadraten von ca. 7 cm Seitenlänge, welche Abstufungen vom hellsten Weiss zum dunkelsten Schwarz bilden, wird je ein Quadratcentimeter rothen Papiere central festgeklebt. Ebenso mit sechs gelben, blauen und grünen Quadratcentimetern. In passender Entfernung, bei directer Sonnenbeleuchtung oder an einem hellen Tage im diffusen Lichte betrachtet, zeigte sich in allen vier Fällen die Farbe auf schwarzem Grunde am gesättigtesten (natürlich war wieder für Schärfe der Netzhautbilder gesorgt). Dieser scheinbare Sättigungsunterschied, je nach dem Grunde, ist am auffallendsten bei einer Grösse der Netzhautbilder, bei welcher die Quadrate noch bequem gesehen werden; entfernt man sich weiter, so vermindern sich diese Unterschiede, bis ihre Farben überhaupt nicht mehr sicher erkannt werden. Dabei können einzelne der Quadrate noch ganz deutlich sichtbar sein; es sind die hellfarbigen auf dunklem Grunde, und die dunkelfarbigen auf hellem Grunde. Bei schwachen Beleuchtungen habe ich gelegentlich den Eindruck gehabt, dass sich die Farbe auf grauem Grunde am längsten hält.

Der weisse Grund wirkt für die meisten Farben ungünstig, er lässt sie dunkel und damit undeutlich erscheinen.

Was nun die Contouren selbst betrifft, so kann man die Wirkung derselben am einfachsten in folgender Weise zeigen: Auf einem weissen Carton (s. Taf. IV, etwas verkleinert) wurde zuerst eine Zeile gelber Quadratcentimeter, jeder von dem nächsten einen Centimeter entfernt, aufgeklebt, darunter anstossend eine zweite solche Zeile, die aber gegen die erste um einen Centimeter verschoben war, so dass die gelben Quadrate mit ihren Ecken an einander stossen. Ebenso noch eine dritte Zeile, welche drei Zeilen, demnach ein bandförmiges Stück eines Schachbrettmusters von Gelb und Weiss bildeten. Unter Belassung eines 1 cm breiten Zwischenraumes wurde ein ebensolches Schachbrettmuster durch blaue und weiterhin eines durch rothe und durch grüne Quadrate hergestellt. In jeder Zeile befanden sich zwölf farbige Quadrate. Die ersten und die letzten vier derselben wurden nun mit 2 mm breiten Streifen schwarzen Papiere umklebt, und zwar die ersten vier so, dass die Streifen auf die gelben Quadrate aufgelegt wurden, die letzten vier so, dass sie auf den weissen Quadraten lagen. Es waren demnach gegen die mittleren vier Quadrate im ersten Antheil die farbigen, im letzten Antheil die weissen Quadrate verkleinert.

Betrachtet man dieses Muster nun mit freiem Auge, oder unter Correction des Netzhautbildes bei directer Sonnenbeleuchtung oder bei geringer Beleuchtung, immer erscheinen die geränderten Antheile in gesättigterer Farbe, als der mittlere Antheil. Von den beiden ersteren dürfte der noch lebhafter gefärbt sein, bei dem das Schwarz einen Theil des Weiss wegnimmt; doch ist dieser Unterschied so gering, dass vielleicht Mancher daran zweifeln könnte.

Diese frappante Wirkung der schwarzen Contouren auf die Sättigung der Farben schwindet aber, wenn man sich so weit entfernt, dass die Contouren anfangen unsichtbar zu werden. Bisweilen verlieren dann auch die Farben ihre Kenntlichkeit. Ob die Farben und die Quadrate bei gleicher Entfernung verschwinden, hängt natürlich von den gewählten Dimensionen des Musters ab. Es wäre leicht, die schwarzen Contouren so dünn zu machen, dass sie unsichtbar werden, während das ganze Schachbrettmuster noch in seiner Farbe zurückbleibt. Die geringere Prävalenz der Farben jener Muster, an denen die Umrahmung auf Kosten des Weiss geschah, erklärt sich wohl einfach aus dem Minus an farbiger Fläche.

Da nun beide Arten der geränderten Muster die Farben bei passender Entfernung und Beleuchtung gesättigter zeigen, als das inzwischen liegende einfache Schachbrettmuster, so kann kein Zweifel darüber obwalten, dass es nicht die Verkleinerung der Quadrate ist, auf welchem die Wirkung beruht, sondern die schwarze Umrahmung selbst. Es ist auch nicht das Schwarz, das etwa diffundirend, in die Zeichnung hineingetragen ist, denn betrachtet man den mittleren Theil der Tafel durch einen Streifen von Rauchglas, so erscheint er durchaus nicht gesättigter als vorher.

Wie gesagt, schwindet der geschilderte Effect der Contouren bei Zunahme der Entfernung, wenn dieselben anfangen, unsichtbar zu werden. Es erscheint dann der umränderte Theil der Tafel dunkler als das Mittelstück, aber eine Prävalenz der Farben ist nicht zu erkennen. Hingegen konnte ich mich überzeugen, dass die Erscheinung von Augenbewegungen unabhängig ist, indem sie bestehen bleibt, wenn man Beleuchtung mit dem elektrischen Funken anwendet. Diese Art der Beobachtung ist nicht ganz leicht, doch kam ich nach kurzer Uebung zur vollen Ueberzeugung vom Fortbestehen der Wirkung von Contouren.

Nun fertigte ich weiter eine Tafel an, ganz von der Art der eben geschilderten, nur war auf ihr alles Weiss, was auf jener

Schwarz war, und umgekehrt (s. Taf. V); also farbige Schachbrettmuster auf schwarzem Grunde, theilweise weiss umrahmt. Hier ist die Wirkung der Contouren ebenso auffallend, aber von entgegengesetzter Art. Die weiss umrahmten Quadrate zeigen geringere Sättigung als die nicht umrahmten. Es diffundirt eben das Weiss mit den Farben, und das nach aussen von diesen weisslich-farbigen Quadraten gelegene Schwarz kann den eingetretenen Mangel an Sättigung nicht mehr quitt machen.

Dass gerade die schwarzen Contouren und diese am besten bei einer geringen Breite ihres Netzhautbildes die auffallende Wirkung hervorbringen, hängt offenbar damit zusammen, dass sie, beiderseits an Helles anstossend, besonders schwarz erscheinen. Sie wirken stärker, als ein schwarzer Grund wirken würde, auf dem die farbigen Quadrate vertheilt wären. So erklärt es sich auch, dass das Plus an Sättigung verschwindet, sobald man sich von der Tafel bis zum Verschwinden der Contouren entfernt hat.

Fragen wir uns nun nach dem Mechanismus, der den Effecten der Contouren zu Grunde liegen mag, so ist zunächst daran zu erinnern, dass die Helligkeitserregung einer Netzhautstelle in ihrer Nachbarschaft Hemmungen für die Helligkeitsempfindung setzt; deshalb erscheint ein dunkler Strich zwischen zwei hellen Feldern, in unserem Falle zwischen dem farbigen und dem weissen Quadrat dunkler, als er auf dunklem Felde erscheinen würde. Es ist aber nur der Ausdruck der Thatsachen, wenn ich auf Grund der geschilderten Erscheinungen sage, diese durch Helligkeitsdifferenz bedingte Hemmung wirkt auch auf jene Erregungen, welche der Farbenempfindung zu Grunde liegen, und zwar nicht in der Weise, dass die aus ihrem Erregungsfeld diffundirende Farbenempfindung für das Bewusstsein unterdrückt, sondern in der Weise, dass die Diffusion aus dem Erregungsfeld selbst verhindert wird. Nur so, gleichsam durch anstauendes Zusammenhalten der Farbenempfindung, erklärt sich der grössere Sättigungsgrad in den schwarz umrahmten Quadraten.

Jene Netzhautzellen also, die ich oben ihrem Baue nach als Hemmungszellen gedeutet habe, werden nicht nur die Aufgabe haben, in dem von ihnen beherrschten Bezirke das Vordringen jener Erregungen zu verhindern, welche von der Stäbchen- und Zapfen-

schichte zu den bipolaren Zellen gelangen sollen, sondern sie werden auch die tangentialle Ausbreitung der Farberregung aus der Nachbarschaft verhindern und diese gleichsam zurückstauen.

Die Annahme eines solchen Vermögens von Ganglienzellen und ihren Fortsätzen mag auf den ersten Blick befremden; doch dürfte es weniger kühn erscheinen, wenn man an eine Reihe physiologischer und pathologischer Vorgänge im Centralnervensystem denkt (Gemüthserregungen, die längere Zeit gehemmt, schliesslich in der einen oder anderen Form zum Durchbruche gelangen; das „Abreagiren“ Hysterischer im Sinne von Breuer und Freud¹⁾; auch Mach²⁾ hat schon ein solches Anstauen der Netzhauterregung annehmen zu müssen geglaubt).

VII. Einige Bemerkungen über die physiologischen Zerstreuungskreise in der Kunsttechnik.

Es genügt, an die Punkte und Striche zu erinnern, durch welche der Stahlstich, Kupferstich und Holzschnitt seine Schattirungen hervorbringt, um auf die Bedeutung nicht nur der hier gewiss mit in Betracht kommenden physikalischen, sondern auch der physiologischen Zerstreuungskreise hinzuweisen. Die Dimensionen der Schraffirung können sich nach der Entfernung des Beschauers und nach den Beleuchtungsverhältnissen richten, indem jeder Künstler bestrebt sein wird, die dicksten Striche anzuwenden, welche noch genügende Diffusionen ergeben. So können unter Umständen auch an grossen Gemälden Schatten durch Schraffirung ausgeführt sein, deren Striche fingerdick sind. Solches kommt z. B. in der älteren italienischen Malerei (Fresken von Mantegna in Padua) oder in Skraffitos auch der neueren Zeit vor.

In Bezug auf die Farben liebt es gerade die sogenannte modernste Kunst, die Mischung nicht so sehr auf der Palette, als vielmehr auf der Netzhaut vorzunehmen. Es haben sich mehrere „Manieren“ ausgebildet, die, optisch geprüft, wesentlich darauf hinauskommen, dass die verschiedenen Farbtöne durch Diffusion der Farbenempfindungen in der Netzhaut erzeugt werden, wobei freilich das Uebereinanderfallen der physikalischen Zerstreuungskreise mit-

1) Breuer und Freud, Studien über Hysterie. Wien, bei Deuticke 1895.

2) l. c.

spielt. In „secessionistischen“ und auch in anderen modernen Ausstellungen kann man Bilder finden, die bei Betrachtung in der Nähe aus neben einander gesetzten farbigen Klecksen von der Grösse eines Quadratcentimeters und mehr, oder aus neben einander gesetzten mehr oder weniger parallelen Strichen bestehend erkannt werden, und die erst in bedeutender Entfernung zeigen, was sie vorstellen. Ich erinnere mich, einen tiefblauen, gegen den Horizont röthlich werdenden Himmel gesehen zu haben, der mit grossen rothen Pinselflecken übersät war, deren Dichte gegen den Horizont zunahm.

Bedenkt man, dass bei dem Mischen von Deckfarben auf der Palette auch die Partikelchen von verschiedener Farbe neben einander zu liegen kommen, diese Partikelchen nur viel kleiner (mikroskopisch klein) sind als die vom Maler auf die Leinwand gesetzten Flecken, so sieht man auf den ersten Blick nicht ein, was die eine Methode vor der anderen voraus haben könne; scheinen doch die physikalischen Vorgänge beide Male dieselben, abgesehen von der Grösse der Theilchen. Die Mischung der Farben findet also in jedem Falle erst auf der Netzhaut statt.

Der physikalische Vorgang ist aber doch wohl verschieden. Für die Mischung von Lasurfarben hat Helmholtz schon vor vielen Jahren gezeigt, dass das Resultat der Differenz der Farben der beiden Mischungscomponenten entspricht. Blau und Gelb geben desshalb Grün, weil von dem einfallenden weissen Lichte auf dem Hinwege durch die Farbensicht bis zum reflectirenden Grunde und ebenso auf dem Rückwege durch den gelben Farbstoff der brechbarere, durch den blauen der weniger brechbare Theil des Spectrums absorbirt wird, so dass nur der mittlere grüne Theil des Spectrums übrig bleibt. Offenbar geht nun bei den meisten Deckfarben derselbe Process, nur in geringerem Grade, vor sich. Es gibt eben keine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Farbensgattungen. Die im Bindemittel suspendirten Partikelchen sind nicht absolut undurchsichtig, sondern es tritt durch sie doch etwas Licht hindurch, welches erst von einem weiter hinten gelegenen Partikelchen und auch da nur theilweise reflectirt wird. Es wird also das auf ein z. B. gelbes Partikelchen auffallende Licht nicht sofort nach Verlust aller blauen Strahlen wieder in die Luft zurückkehren, sondern ein Theil desselben wird hindurchdringen, kann da auf ein blaues Partikelchen stossen, welches nun erst das Licht in die Luft zurückwirft, nachdem es einen Theil des gelben Lichtes

absorbirt hat. Es dringt dann von einer gegebenen Fläche weniger gelbes Licht in die Luft zurück, als wenn auf dieser Fläche das gelbe und das blaue Pigment neben einander gesetzt worden wären.

Es kommt hier aber noch ein anderer Umstand in Betracht. Die Farbentheilchen werden in ihrem Brechungsindex fast nie übereinstimmen mit dem des Bindemittels. In Folge dessen wird der Lichtstrahl, noch ehe er in das Theilchen eingedrungen ist, eine Reflexion erleiden, wobei weisses Licht in die Luft zurückkehrt. Dieses wird also die Sättigung der Mischfarbe herabsetzen, da man sich ja alle diese Reflexionen und Durchdringungen oftmals wiederholt vorzustellen hat.

Es geht daraus hervor, dass die „Manier“, nicht auf der Palette, sondern auf der Netzhaut zu mischen, in der That geeignet ist, Mischfarben von einer Helligkeit und Sättigung („Leuchtkraft“) herzustellen, die anders nicht zu erreichen wären. Segantini malt bekanntlich in einer eigenthümlichen Strichelmanier. Kürzlich war in Wien ein Bild von ihm ausgestellt (jetzt im Besitze von Fräulein Magda Mautner von Markhof zu Wien), das eine hochgelegene Gebirgsmatte darstellt, auf welche ein Sonnenblick fällt. Die durchsichtige Gletscherluft, die auch die ferneren Objecte in lebhaften Farben zeigt, ist durch die Methode des Farbenauftrags meisterhaft wiedergegeben, weil die Mischung auf der Netzhaut die Lebhaftigkeit der Farben im sonnenbestrahlten Rasen besser wiedergibt als jede andere Mischung. Freilich da, wo Felsmassen in weiter Ferne und im Schatten liegen, sowie in manchen anderen Bildern desselben Malers und anderer Künstler, wo ungesättigte Töne und mittlere Helligkeiten darzustellen sind, ist diese „Manier“ ganz überflüssig, und macht ihre Anwendung nur den Eindruck der Absonderlichkeit.

Uebrigens haben verständige Maler den geschilderten Kunstgriff schon lange da angewendet, wo er am Platze ist. Ich erinnere mich, vor vielen Jahren ein Marinebild von Leo von Littrow gesehen zu haben. Ein kleines Fahrzeug liegt im Hafen, und wo sich der dunkle Körper des Schiffes im Wasser spiegelt, erscheint letzteres in ausgezeichnet wiedergegebenem, tiefem Grün. Sah man genauer zu, so zeigte sich dieser Farbeffect dadurch bedingt, dass auf dem grünen Grund schwarze mehr oder weniger parallel verlaufende Linien aufgesetzt waren. Der in jüngster Zeit viel genannte Stuck brachte den Glanz an der Unterlippe eines in Pastell ausgeführten Frauenporträts dadurch zu Stande, dass er

rothe und weisse Linien parallel neben einander quer über die Lippe zog. (In der im Winter 1897—98 zu Wien bei Miethke exponirten Sammlung von Werken Stuck's unter Nr. 22, „Studienkopf“.)

Ich führe diese Beispiele an, weil ich vermuthe, dass bei ihnen noch eine andere Eigenthümlichkeit der physiologischen Zerstreuungskreise mitspielt, nämlich die unsichere Localisation derselben, das, was wir oben das Punktschwanken genannt haben. In den erwähnten Fällen ist die Illusion am vollkommensten, wenn sich der Beschauer vom Bilde so weit entfernt, dass jene Striche sich an der Grenze der Wahrnehmbarkeit befinden. Das ist aber auch die Entfernung, in der das Auftreten von Scheinbewegungen, wie wir sahen, am wahrscheinlichsten ist, und es leuchtet ein, wie günstig solche Scheinbewegungen oder auch nur die Unsicherheit der Localisation die Darstellung einer durch kleine Wellen bewegten spiegelnden Wasserfläche beeinflussen müssen. Dasselbe gilt von dem Glanze an der Lippe. Liegt doch etwas Unstätes, Wechselndes nahezu im Begriffe des Glanzes. Mag sein, dass hierbei auch die Augenbewegungen mitspielen, welche kaum merkliche Nachbilder der Striche auftauchen lassen, und damit auch den Gesamteffect flimmernden Glanzes erhöhen. Die Anwendung solcher Kunstgriffe in der Malerei ist um so berechtigter, als ja der Glanz bekannter Maassen ein binoculares Phänomen ist, das seiner Natur nach der Maler so wenig vorführen kann, wie die Tiefenwahrnehmung, er somit gezwungen ist, durch accidentelle Charaktere des Glänzenden die Erinnerungsbilder an dasselbe wachzurufen.

Von der Wirkung schwarzer Contouren war oben schon ausführlich die Rede. Sie finden sich zur Hebung der eingeschlossenen Farben an stilisirten Ornamenten orientalischer Teppiche und anderweitiger Objecte mannigfaltig verwendet, und üben die kräftigste Wirkung dann, wenn ihre Breite nicht weit über die Grenze der Wahrnehmbarkeit steigt. Die hemmende Wirkung der localisirten Schwarzempfindung und somit die Hebung der Farben tritt auch ein, wenn die gefärbten Felder nicht allseitig von Schwarz umgeben sind. So kenne ich eine alte Spitze aus Rhodus, wo das rothe Muster durchbrochen ist. Hängt dieselbe, ihrer augenscheinlichen Bestimmung entsprechend, frei vom Tischrand herunter, so wirken die zahlreichen Lücken vor dem verdunkelten Hintergrund schwarz, und das Roth der Seide erscheint dann in einer auffallenden Gluth.

Lange habe ich mich bemüht, auf Grund der vorstehenden

Studien eine allgemein bekannte Erscheinung aufzuklären, die mir seit meiner Studentenzeit geläufig ist und immer wieder mein Interesse in Anspruch genommen hat. Es war vergebens; weder in der Litteratur, noch durch eigene Versuche fand ich eine stichhaltige Erklärung: Im Sommer pflegt man bei Küchen, Ställen etc. in die Fenster sogenannte Fliegengitter einzusetzen. Ist des Nachts ein solcher Raum gut beleuchtet, und blickt man aus einiger Entfernung von Aussen durch das Fenster, so erscheinen Geschirr, Kleider oder anderweitige farbige Objecte in einem eigenthümlichen, schwer zu beschreibenden Ton. Künstlern ist diese Thatsache offenbar seit langem geläufig, denn sie pflegen beim Stellen „lebender Bilder“ oder auch bei gewissen Theaterscenen zwischen den Beschauer und das Object einen Vorhang aus schwarzem Tüll zu spannen. Den dadurch erreichten Effect kann ich wohl kaum anders schildern, als indem ich sage, die Scene erhält dadurch etwas Verklärtes, etwas der groben Wirklichkeit Entrücktes. Sucht man den subjectiven Eindruck zu analysiren, so findet man, dass die Schatten tiefer, die Lichter gemildert und die Farben gesättigter sind. Da die Bedingung für das Auftreten der Erscheinung die Schwärze des Gitters ist (sei es, dass es auf der Seite des Beschauers nicht beleuchtet ist oder aus schwarzen Fäden besteht), so liegt die Analogie mit der Wirkung schwarzer Contouren nahe, die ja auch die hellen Stellen verdunkeln, die dunklen noch dunkler und die Farben gesättigter erscheinen lassen. Trotzdem liegt hierin die Erklärung, wenn überhaupt, doch nur zum Theile, denn der Effect verschwindet nicht, wenn die Fäden des Gitters weit unter die Grenze der Sichtbarkeit gesunken sind, ja, wie wohl auch allgemein bekannt, wirkt ein vor das Auge gesetztes Rauchglas in demselben Sinne. Es mag sein, dass bei der Wirkung des Tüllvorhanges noch Umstände mitspielen, die beim Rauchglas wegfallen; z. B. das Ueberschneiden der einzelnen Fadensysteme mit den Contouren der Objecte, welches man noch bemerkt, wenn man das Gitter längst nicht mehr sehen kann, und das bei den stets vorhandenen leisen Bewegungen des Beschauers, den Contouren der Objecte eine gewisse Unbeständigkeit, etwas Wesenloses gibt. Es erinnert an den optischen Effect der erhitzten Luft, über einem Feuer, oder dem analogen Flimmern über einer besonnten Ebene. Auch kann der Umstand in Betracht kommen, dass die beiden Augen von demselben Punkte des Objectes ungleich helle Netzhautbilder erhalten, weil sich zwischen dem einen

Auge und jenem Punkte gerade ein Netzknoten befindet, beim anderen nicht. Indem dieser Knoten für das erste Auge den Objectpunkt dunkler erscheinen lässt, werden Andeutungen des Glanzes auftreten können.

Da aber, wie gesagt, die Erscheinung wenigstens theilweise auch auftritt, wenn statt des Gitters ein Rauchglas vor das Auge genommen wird, so stehen wir immer noch vor der Frage: was bedingt den Unterschied zwischen dieser Art der Verdunkelung des Netzhautbildes und jener, welche durch Eindrehen der zur Beleuchtung verwendeten Lampen erzielt wird?

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Bonn.)

Neue Beiträge zur Fettbestimmung in thierischen Geweben und Flüssigkeiten.

Von

Joseph Nerking.

(Mit 1 Textfigur.)

Bei der enorm wichtigen Rolle, welche das Fett als Bestandtheil des Organismus sowohl wie als Nahrungsmittel spielt, erscheint das Bestreben zur Erlangung einer genauen quantitativen Bestimmungsmethode des Fettes, die auch möglichst wenig umständlich und leicht ausführbar ist, natürlich und gerechtfertigt. Wie wichtig es ist, eine solche genaue Methode zu besitzen, geht, um nur eines zu erwähnen, schon daraus hervor, dass eine Erkenntniss der genauen quantitativen Zusammensetzung des Muskelfleisches so lange unmöglich ist, als man nicht imstande ist, den Fettgehalt des Fleischpulvers genau zu ermitteln, da bei der Elementaranalyse der grosse Kohlenstoffreichthum des Fettes, selbst wenn dieses nur in Spuren noch vorhanden ist; bedeutende Fehler aufkommen lässt.

Durch die immer noch allgemein angewandte Soxhlet'sche Methode der einfachen Extraction des betreffenden zu analysirenden getrockneten Körpers mit Aether im Soxhlet'schen Apparat, lässt sich, wie die exacten Versuche von Pflüger und Dormeyer¹⁾ im hiesigen Institute, deren Resultate nachher auch von anderer Seite bestätigt wurden, beweisen, bei Weitem nicht eine völlige Entfettung herbeiführen. Nach drei Monate langer Extractionsdauer hat Dormeyer mittelst der peptischen Verdauung noch 8,5 % der Gesamtmenge der Fette aus dem extrahirten Organpulver gewinnen können. Diese Soxhlet'sche Methode kann also, wenn sie auch

1) Dieses Archiv Bd. 65 S. 90 ff.

praktischen Bedürfnissen, wo es auf absolute Genauigkeit nicht ankommt, wohl genügen mag, für genaue wissenschaftliche Untersuchungen nicht mehr in Betracht kommen. Von Polimanti¹⁾ wurde der Vorschlag gemacht, das getrocknete Fleischpulver unter Zusatz von metallischem Quecksilber in der Schüttelmaschine mit Aether zu behandeln — wie lange, geht aus der Angabe Polimanti's überhaupt nicht hervor —, um alles Fett zu gewinnen. Ich habe in einem früheren Aufsatz²⁾ die Beweise dafür erbracht, dass eine völlige Entfettung durch dieses Verfahren eben so wenig gelingt, wie durch Monate lange Extraction im Soxhlet'schen Apparat. Nach 144stündigem Schütteln habe ich aus dem ausgeschüttelten Pulver noch 42 % des Gesamtfettes herausgeholt. Ganz kürzlich ist nun eine Methode von Liebermann angegeben worden³⁾ zur quantitativen Bestimmung von Fett im Fleisch, Futtermitteln und Koth. Liebermann verseift das Fett mit Kalilauge von 50 % und erhält bei seinen Analysen die gleiche Procentzahl Fett wie bei der Verdauungsmethode. Leider ist es bei dieser Verseifungsmethode nicht möglich einen Einblick in die Natur der in den Organen vorkommenden Fette zu erhalten. Die einzige Methode, die eine quantitative Bestimmung der Fette⁴⁾, wie sie im Muskel vorkommen — mit Ausnahme natürlich der Seifen, die gespalten und als Fettsäuren mitbestimmt werden —, gestattet, bleibt also die Verdauungsmethode, aber sie ist umständlich und zeitraubend. Als besonders lästig habe ich immer die Ausschüttelungen der Verdauungsflüssigkeit im Scheidetrichter empfunden, die oft 4—6 Mal wiederholt werden müssen und grosse Uebung und Aufmerksamkeit erfordern, da eine grosse Neigung zur Emulsionsbildung vorhanden ist, die, wenn sie einmal aufgetreten, nur schwer und langsam wieder zum Verschwinden gebracht wird. Ich habe diese Methode nun etwas zu vereinfachen gesucht, so dass sie in dieser veränderten bequemerer Form nunmehr allen Anforderungen genügen dürfte. Ich habe mir zu diesem Zweck einen Apparat construirt, der es gestattet, Flüssigkeiten, die sich im Scheidetrichter nur schwierig ohne Emulsionsbildung extrahiren lassen, leicht und verhältnissmässig rasch durch Aether ausziehen, ohne dabei besonderer Aufmerksamkeit und Controle zu be-

1) Dieses Archiv Bd. 70.

2) Dieses Archiv Bd. 71.

3) Dieses Archiv Bd. 72.

4) Unter Fett selbstverständlich der ganze Aetherextract verstanden.

dürfen. Ich habe bei dem Apparat das zuerst von Schwartz¹⁾ angewandte Princip benutzt, jedoch wesentliche Verbesserungen, die mir praktisch und nothwendig erschienen, angebracht. Zunächst erschien es mir unvortheilhaft, einen weitbauchigen Fractionskolben zur Aufnahme der zu extrahirenden Flüssigkeit zu benutzen, da der als Extractionsmittel dienende Aether niemals die gesammte Flüssigkeitsmenge in diesem Kolben durchdringt, sondern fast immer nur eine Strasse, und zwar in der directen Nähe des Zuleitungsrohres vom Kühler her wählt. Die Extractionsdauer wird dadurch bedeutend erhöht. So werden z. B., wie Huppert²⁾ angibt, von 0,5—1,0 g milchsauren Zinks, dem 0,5 Liter Harn zugesetzt sind, durch 20stündige Extraction etwa die Hälfte nur wiedergewonnen. Ich wählte deshalb als Extractionsgefäss einen graden, oben etwas verjüngten Glascylinder von 22 cm Länge und 4 cm lichter Weite. Das Zuleitungsrohr für den vom Vorkühler her zurückfliessenden Aether ist unten mit einer die ganze Weite des Cylinders einnehmenden Glaskugel versehen, die von zahlreichen kleinen Oeffnungen durchbrochen ist, um so dem Aether möglichst viele Strassen anzuweisen und eine möglichst vollkommene Auslaugung der Flüssigkeit in kürzester Frist herbeizuführen. Um das stetige Uebertropfen bei dem Schwartz'schen Apparat, bei welchem immer eine grosse Aetherschicht nutzlos über der auszulaugenden Flüssigkeit steht, zu vermeiden und zu bewirken, dass der mit Fett beladene Aether, sobald er eine gewisse Höhe erreicht hat, selbstthätig überfließt, habe ich das den Aether in das Aetherreservoir zurückführende Rohr in gleich näher zu beschreibender Weise so eingerichtet, dass es in regelmässigen Zwischenräumen den über der zu extrahirenden Flüssigkeit stehenden Aether durch Heberwirkung fast vollständig absaugt.

Der Apparat erhält demnach folgende durch die Zeichnung veranschaulichte Gestalt. *B* ist der Cylinder zur Aufnahme der zu extrahirenden Flüssigkeit; *A* das Aetherreservoir, in welchem der Aether auf einem Wasserbade erwärmt wird. *A* hat einen dreifach durchbohrten Korkstopfen, durch welchen drei Röhren (α , β , γ) hindurchgehen. α geht in den Vorkühler *D*, aus welchem der condensirte Aether durch das Rohr δ in den Extractionscylinder zurückfliesst. Dieses Rohr δ mündet in die oben erwähnte Kugel aus.

1) Zeitschr. f. anal. Chemie Bd. 23 S. 368.

2) Neubauer und Vogel, Harnanalyse. 2. Aufl. Theil 1. S. 185.

Das gekrümmte Rohr β durchsetzt die Wand des Extractionscylin-
ders, biegt sich bei k heberförmig um; das den Stopfen k durchdringende
Ende von β ist nach unten etwas verjüngt. Das Rohr γ stellt einen
Scheidetrichter dar, der ein bequemes Einfüllen des Aethers ermög-
licht und zugleich eine Ausgleichung des im Inneren des Apparates
herrschenden Druckes gegen den äusseren Luftdruck übernimmt.



Fig. 1.

Der Extractionscylinder B fasst bis zum unteren
Ende des inneren Rohres β etwa 110 ccm, die Länge
des im Inneren von B befindlichen Rohrstückes von
 β beträgt etwa $4\frac{1}{2}$ cm, so dass die Höhe der Aether-
schicht, die sich über der zu extrahirenden Flüssig-
keit ansammelt, niemals 5 cm übersteigt. Als Ver-
schlüsse wählte ich, soweit es angängig, überall
Glasschliffe. Zur Analyse wird die auszuziehende
Flüssigkeit einfach in den Cylinder B gebracht, in A
füllt man ca. 800 ccm Aether, und stellt ihn auf das Wasserbad.
Das mit dem Cylinder B verbundene Rohr β wird in den Kork-
stopfen k eingeführt, darauf das Rohr δ in B eingesetzt und bei O
das Ganze in die Glasschliffe, die auch ein bequemes Auseinander-
nehmen des Apparates gestatten, eingefügt. Die Schliffe bei C sind
dann noch durch straffe Messingspiralen zu versichern. Sobald die
Aetherschicht die Höhe k erreicht hat, fließt sie selbstthätig nach A
über. Bei richtiger Construction des Apparates und richtiger Regu-
lirung des Siedens des Aethers tritt dieser Fall alle 10—15 Minuten

ein, vorausgesetzt, dass Alles dicht schliesst. Bei Undichtigkeiten der Verschlüsse kommt es vor, dass die Aetherschicht sich bis zu einer grösseren Höhe, wie angegeben, ansammelt und der Aether nur tropfenweise übergeht; es genügt indessen in solchen Fällen ein einmaliges Anwärmen des Extractionscylindeis mit der Hand, um die ganze Aetherschicht überzutreiben.

Mit Hülfe dieses Apparates lässt sich nun die Fettbestimmung mittelst der Verdauungsmethode auf wesentlich einfachere Weise wie / seither ausführen.

Zu meinen Versuchen diente mir vornehmlich Hundefleisch, das von allen makroskopisch sichtbaren Fetttheilchen sorgfältig befreit und das im Vacuum über Schwefelsäure auf die von Argutinsky¹⁾ angegebene Weise getrocknet worden war. Diese Art der Trocknung ist bei Weitem allen anderen Trockenverfahren, bei welchen immer ein mehr oder weniger hoher Wärmegrad zur Anwendung kommen muss, vorzuziehen, da man sicher ist, dass keinerlei Zersetzungs Vorgänge stattfinden, wie auch das Fleisch seine natürliche Farbe beibehält. In diesem Zustande ist es in verschlossenen Flaschen lange Zeit unzersetzt aufzubewahren. Einzelne Versuche habe ich sodann noch mit Froschfleisch, Rinderfilet, Fischfleisch und Milch ausgeführt. Die Versuchsanordnung war eine verschiedenartige und soll im Einzelnen beschrieben werden. Der durch Verdauung nach der alten Methode ermittelte Fettgehalt des Hundefleisches betrug auf trockene Substanz berechnet: 11,25 %.

I. Reihe.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, dass eine grössere Menge Organpulvers in einem geachteten Kolben unter Zusatz von Pepsin und 0,5 % Salzsäure einige Zeit — meist 48 Stunden — bei 37,5 % digerirt wurden. Nach dem Abkühlen wurde bis zur Marke aufgefüllt und mehrmals kräftig durchgeschüttelt; von dieser Flüssigkeit, die ja, wie bekannt, immer eine geringe Menge unverdauten Rückstandes enthält, dessen Fettgehalt jedoch, wie ich mich überzeugt habe, nur sehr gering ist, werden rasch 100 ccm abpipettirt und im Apparate ausgezogen; eine 36—48stündige Extraction genügt in den meisten Fällen vollkommen. Nach Beendigung der Extraction wird der extractreiche Aether aus dem Hahn-

1) Dieses Archiv Bd. 55 S. 349 ff.

kolben abgezapft, dieser nochmals mit Aether ausgespült und der ganze Aether verdunstet. Der Rückstand wird in absolutem Aether gelöst, zur Entfernung noch etwa vorhandener Spuren von Wasser durch ein Faltenfilter filtrirt in ein gewogenes Erlenmeyer'sches Kölbchen und der Aether abgedunstet. Der Rückstand wird eine Stunde bei 40—50° im Trockenschrank gehalten — eine Steigerung der Temperatur ist unvortheilhaft und zu vermeiden, da bei höherer Temperatur schon eine Spaltung der Fette und Entweichen leicht flüchtiger Fettsäuren eintritt, wie dies auch schon von Hofmann¹⁾ angegeben worden ist — und alsdann nach 12stündigem Stehen über Schwefelsäure im Exsiccator zum Wägen gebracht.

A) 20,1159 g getrockneter Hundemuskel wurden mit 900 ccm 0,5 % Salzsäure und 0,5 g Pepsin „Finzelberg“ im geaichten weithalsigen Literkolben verdaut, es hinterblieb nur ein geringer Rückstand. Nach dem Erkalten wurde auf 1000 ccm aufgefüllt, kräftig durchgeschüttelt und rasch 2 Mal je 100 ccm in 2 Extractions-cylinder abpipettirt. Darauf wurde 50 Stunden extrahirt. Es kamen zur Verwendung demnach: 2,01159 g trockenes Fleischpulver.

I. Erhalten wurden 0,2371 g Aetherextract = 11,786 %.

II. Erhalten wurden 0,2360 g Aetherextract = 11,732 %.

Drei weitere Versuche ergaben 0,2280 g = 11,334 %, 0,2315 g = 11,508 % und 0,2275 g = 11,309 %.

B) I. 4,2030 g getrocknetes Froschfleisch wurden direct in dem Extractions-cylinder mit 0,1 g Pepsin und 100 ccm 0,5 % Salzsäure verdaut, darauf 36 Stunden extrahirt. Erhalten wurde an Aetherextract: 0,2230 g = 5,305 %; der Fettgehalt dieses Fleisches wurde von Herrn Dr. J. Athanasiu nach der jetzt gebräuchlichen Verdauungsmethode zu 5,260 % gefunden.

C) Versuch mit Rinderfilet, von allen oberflächlich sichtbaren Fetttheilchen befreit.

31,5 g ungetrocknetes, gehacktes Filetfleisch mit 900 ccm 0,5 % HCl und 0,6 g Pepsin verdaut; nach Schluss der Verdauung, die nur wenig ungelöst liess, wurde auf 1000 ccm aufgefüllt, 2 Mal je 100 ccm wurden zur Extraction benutzt.

I. Angewandt in 100 ccm 3,15 g Fleisch; an Aetherextract erhalten: 0,0430 g = 1,365 %.

1) Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe C. Ludwig zum 15. October 1874 gewidmet von seinen Schülern.

II. Angewandt in 100 ccm 3,15 g Fleisch; an Aetherextract erhalten: 0,0450 g = 1,428 %.

D) Cabeljaufleisch.

32,1 g frisches Fleisch wurden mit 0,6 g Pepsin und 900 ccm 0,5 % Salzsäure verdaut; nach Schluss der Verdauung wurde aufgefüllt auf 1000 ccm und nach kräftigem Umschütteln zwei Mal je 100 ccm im Apparat extrahirt.

Angewandte Fleischmenge: 3,2100 g.

I. Erhalten an Aetherextract: 0,0365 g = 1,137 %.

II. Erhalten an Aetherextract: 0,0355 g = 1,106 %.

E) Milch.

Der Apparat lässt sich auch zur Bestimmung des MilCHFettes vortheilhaft verwenden. Zu diesem Zwecke werden 100 ccm Milch in den Extractionscyliner *B* gefüllt und 3—5 ccm starke Kalilauge vom spec. Gew. 1,27 zugesetzt und dann extrahirt. Dauer der Extraction: 12 Stunden.

I. 100 ccm Milch + 5 ccm KOH (1,27) ergaben Aetherextract: 3,4620 g = 3,462 %.

Zur Controle dieser Bestimmung wurden 10 ccm Milch im Hofmeister'schen Schälchen auf dem Wasserbade in Kaolin eingetrocknet, dann nach dem Trocknen bis zu constantem Gewicht im Soxhlet'schen Apparat 12 Stunden extrahirt. Es wurden erhalten: 0,3480 g Aetherextract = 3,43 %.

II. Der Versuch wurde wiederholt mit 100 ccm einer anderen Milch. Diesmal wurden erhalten: 3,1520 g Aetherextract = 3,152 %.

Die auf die gleiche Weise wie bei I. ausgeführte Controllbestimmung ergab: 0,3060 g Aetherextract = 3,060 %.

II. Reihe.

Bei sehr fettreichen Materien dürfte es Schwierigkeiten machen, ein grösseres Quantum derselben zu verdauen und nur ein bestimmtes Volumen zur Extraction zu benutzen, da es kaum gelingen wird, die sich an der Oberfläche der Verdauungsflüssigkeit ansammelnde Fettschicht durch Schütteln so fein zu vertheilen, dass eine gleichmässige Mischung entsteht. In diesem Falle ist es zweckmässiger, die Verdauung einer kleineren Menge direct in dem Extractionscyliner *B* vorzunehmen. Die Resultate bei dieser Anordnung der Analyse sind

ebenfalls gute und stimmen mit den nach der alten Verdauungsmethode erhaltenen überein; sie sind sogar noch etwas höher als diese, was wohl darin seinen Grund haben dürfte, dass bei dem oftmaligen Umschütteln von einem Gefässe in's andere bei der alten Methode geringe Verluste unvermeidlich sind, während hierbei alle Manipulationen von Anfang an in demselben Gefässe vor sich gehen.

Fettgehalt des untersuchten Fleisches: 11,25 %.

I. Angewandt zur Verdauung im Apparat: 3,2832 g Aetherextract: 0,3881 g = 11,820 %.

II. Angewandt zur Verdauung im Apparat: 2,8418 g Aetherextract: 0,3297 g = 11,601 %.

Durch die Einführung des Apparates war nun zwar die Verdauungsmethode wesentlich einfacher und bequemer gestaltet worden, allein sie erfordert, da die Verdauung meist 48 Stunden, mitunter sogar noch viel länger dauert, immer noch einen grossen Aufwand an Zeit. Auf den Rath von Herrn Professor Pflüger versuchte ich nun auch diesen Nachtheil zu beseitigen. Ich habe das Fleischpulver eine Zeit lang mit Salzsäure von bestimmter Concentration im Wasserbade erhitzt und sodann bei der Extraction im Apparate dieselbe Menge an Aetherextract gewonnen, wie durch die Verdauung. Es war nun zunächst die Aufgabe gegeben, zu untersuchen, ob bei der Digestion mit Salzsäure im kochenden Wasserbade eine Spaltung der Neutralfette eintrete oder ob sie bei dieser Behandlung intact bleiben. Zur Entscheidung dieser Frage habe ich drei Versuche angestellt mit thierischem Fett, und zwar mit Schweineschmalz, mit Butter und mit frisch ausgelassenem Rindermark. Die angewandten Fette waren durch vorhergehende längere Behandlung mit Natriumcarbonatlösung von 4 % von vorhandenen fetten Säuren absolut befreit worden.

I. Ein Aetherextract von Butter, nach längerer Behandlung mit Sodalösung, Wiederaufnehmen des unveränderten Fettes in Aether, Verdunsten des letzteren und Trocknen des Extractes, wird mit 200 ccm Salzsäure von 2 % im kochenden Wasserbade 3 Stunden behandelt.

Angewandte Menge 10,7688 g

Nach der Behandlung mit Salzsäure durch

Aetherextraction wiedergewonnene Menge . 10,7660 g

Verlust demnach: 0,0028 g = 0,02 %.

Eine sichtbare Veränderung des Fettes konnte nicht beobachtet werden. Bei der Behandlung des Aetherextractes mit Natriumcarbonatlösung — sowohl eintägigem Stehen mit 1 % Alkalicarbonatlösung, als $\frac{3}{4}$ stündigem Kochen mit solcher von 4 % — wurde keine Kohlensäureentwicklung beobachtet; aus der filtrirten Sodalösung erfolgte beim Versetzen mit verdünnter Schwefelsäure keine flockige Ausscheidung von fetten Säuren, sondern nur Kohlensäureentwicklung.

II. Schweineschmalz, ebenso behandelt wie I.

Angewandt	11,1245 g
Wiedergewonnen	11,0770 g
Nach der Behandlung mit 4 % Soda-	
lösung wiedergewonnen	11,0760 g.

III. Rindermark, ebenso behandelt wie I. und II.

Angewandt	5,0835 g
Wiedergewonnen	5,0815 g
Nach der Behandlung mit 4 % Soda-	
lösung wiedergewonnen	5,0800 g.

Es tritt also unter den in Betracht kommenden Versuchsbedingungen keine Spaltung der Neutralfette ein. Die in den Organen vorkommenden Seifen werden selbstverständlich gespalten und zusammen mit den präformirten fetten Säuren als solche bestimmt.

Zur Ausführung der Fettbestimmung im Muskelfleische werden von dem getrockneten Pulver 3—4 g in dem Extractionscyliner mit 100 ccm 2 % Salzsäure 3 Stunden im kochenden Wasserbade erhitzt; nach dem Erkalten wird der Cylinder in der beschriebenen Weise an den Apparat angesetzt und nun der Extractiionsapparat in Gang gesetzt. Gewöhnlich ist die Extraction in 48—60 Stunden vollkommen beendigt. Im Folgenden gebe ich nun noch die Resultate meiner Versuche mit dieser Methode:

I. 2,4620 g trockenes Muskelfleisch vom Hunde mit einem nach der alten Verdauungsmethode ermittelten Fettgehalt von 11,25 % ergaben nach der Behandlung mit 2 % Salzsäure bei der Extraction in 48 Stunden: 0,2775 g Aetherextract = 11,271 %.

II. 3,9490 g desselben Muskelfleischpulver vom Hunde, ebenso behandelt, ergaben: 0,4482 g Aetherextract = 11,349 %.

III. 3,4482 g desgleichen, ebenso behandelt wie I. und II., ergaben: 0,3965 g Aetherextract = 11,498 %.

Einen Uebelstand, den ich nicht unerwähnt lassen will, hat diese Methode allerdings. Die Salzsäure löst nämlich nicht alles voll-

ständig auf; dieser ungelöste Rückstand sammelt sich nun gegen Ende der Extraction oben auf der zu extrahirenden Lösung an, dort eine schmierige Schicht bildend, von der Theilchen mit in das doppelt gekrümmte Rohr β des Apparates übergehen und dort eine theilweise Verstopfung bewirken können. Eine Behinderung der Extraction bildet diese Schicht aber durchaus nicht, der Aether zieht trotzdem alles Fett aus und fließt in das Aetherreservoir, den Hahnkolben B über, nur muss die Dauer der Extraction etwas verlängert werden. Um diesen Uebelstand zu beseitigen, habe ich mehrere Versuche angestellt und verschiedene Wege eingeschlagen. — Man kann die Digestion mit Salzsäure vornehmen in einem Erlenmeyer'schen Kölbchen. Nach dreistündigem Erhitzen mit 2 % Salzsäure im Wasserbade filtrirt man durch ein ganz kleines Filter in den Extractionscylinder. Der auf dem Filter zurückbleibende ungelöste Rückstand wird nun im Trockenschranke bei 50—60° getrocknet, was ungefähr 2 Stunden in Anspruch nimmt. Darauf wird der Trichter mit dem getrockneten Filter auf den Hahnkolben B , — das Aetherreservoir — aufgesetzt und mit ca. 300 ccm warmen Aethers ausgewaschen. Darauf verbindet man den Extractionscylinder mit der abfiltrirten sauren Lösung mit diesem Hahnkolben und beginnt die Extraction. — Der auf dem Filter zurückbleibende, mit Aether ausgewaschene Rückstand wird nun auf einen zweiten Extractionscylinder aufgesetzt und auf den Filter mit 1 % Sodalösung in Lösung gebracht, hierbei hinterbleibt fast kein Rückstand mehr; das Filter zerkleinert man etwas und gibt es ebenfalls in den Extractionscylinder, den man nun an einen zweiten Extractionsapparat ansetzt.

I. Angewandt: 1,7147 g desselben Fleischpulvers wie oben, erhalten an Aetherextract aus beiden Apparaten: 0,1940 g = 11,314 %.

II. Angewandt: 1,5250 g Fleischpulver erhalten an Aetherextract aus beiden Apparaten: 0,1760 g = 11,540 %.

Man kann ferner — und dies genügt vollkommen — den von der sauren Digestionsflüssigkeit, die für sich in dem Apparat ausgezogen wird, abfiltrirten und getrockneten Niederschlag im Soxhlet'schen Apparat ausziehen. Für beide Extractionen, die ja neben einander her gemacht werden können, genügt alsdann eine Extractionsdauer von 12—24 Stunden.

1,6648 g Fleischpulver wurden mit 2 % HCl 3 Stunden im

kochenden Wasserbade gehalten, darauf in den Extractionscyliner filtrirt. Der getrocknete Niederschlag wurde im Soxhlet'schen Apparat, die saure Digestionsflüssigkeit in dem von mir beschriebenen Apparat extrahirt.

Erhalten wurde an Aetherextract im Ganzen: 0,1925 g = 11,562 %.

Der Uebersichtlichkeit halber gebe ich die Versuche mit Hundemuskel nochmals in einer besonderen Tabelle wieder.

	Fleisch-art	Art der Behandlung	Angew. Menge	Er-halteneMenge Aetherextract in Gramm	Aether-extract in % trockenem Fleisch
I. { a b	Hunde-muskel	Grössere Menge verdaut im Apparat, aliqu. Theil extrahirt	2,01159	0,2371	11,786
			2,01159	0,2360	11,732
II. { a b c			2,01159	0,2280	11,334
		2,01159	0,2315	11,508	
		2,01159	0,2275	11,309	
III. { a b		Directe Verdauung im Apparat	3,2832	0,3881	11,820
			2,8418	0,3297	11,601
IV. { a b c		Kochen mit HCl und Ex-traction im Apparat	2,4620	0,2775	11,271
			3,9490	0,4482	11,349
			3,4482	0,3965	11,498
V. { a b c		Kochen m. HCl, abfiltriren, Rückstand lösen in Na ₂ -CO ₃ , gesond. extrahiren	1,7147	0,1940	11,314
			1,5250	0,1760	11,540
			Kochen mit HCl, filtriren, Filtrat und Filter, gesondert extrahiren	1,6648	0,1925

Danach habe ich, wenn man die höchsterhaltenen Werthe als die richtigsten annimmt, die besten Resultate erhalten mit der directen Verdauung im Apparat. Die Differenzen in den gefundenen Procentzahlen erklären sich einestheils daraus, dass die Analysen zu verschiedenen Zeiten vorgenommen wurden, und dass das Pulver beim Stehen etwas Feuchtigkeit angezogen hat, der Wassergehalt also ein anderer geworden ist, anderntheils aber auch daraus, dass das Pulver nicht völlig homogen ist.

Diese Untersuchung war fast vollendet, als mir eine Arbeit von Noël Patton¹⁾ bekannt wurde, worin derselbe behauptet, dass

1) Journ. of physiol. vol. 19 p. 167—216.

durch Behandlung mit Salzsäure ein Theil der in den Organen vorkommenden Fettsäuren zersetzt wird.

Ueber die Concentration der Salzsäure hat nun Patton nichts gesagt, es war jedoch unter diesen Umständen nothwendig geworden, den Einfluss der von mir verwandten 2 % Salzsäure auf fette Säuren näher zu untersuchen. Trotzdem ja nun wohl besonders Palmitinsäure, Stearinsäure und Oelsäure hierbei in Betracht kommen, habe ich auch andere Säuren, wie Capronsäure, Valeriansäure, Propionsäure und Buttersäure der Behandlung mit zweiprocentiger Salzsäure unterworfen. Sämmtliche Säuren waren rein, wasserfrei und vom richtigen Schmelz- resp. Siedepunkt. Im Folgenden gebe ich die Resultate dreier Versuche:

I. 0,6335 g trockene Palmitinsäure wurden 3 Stunden auf kochendem Wasserbade mit 100 ccm 2 % HCl behandelt; darauf die Lösung extrahirt.

Es wurden bei der Extraction wiedergewonnen 0,6325 g, die wiedergewonnene Säure hatte den richtigen Schmelzpunkt von 62°.

II. 0,9080 g Stearinsäure wurden ebenso behandelt. Wiedergewonnen wurden 0,9068 g, vom Schmelzpunkt 69,5°.

III. 2,1650 g Oelsäure wurden ebenso behandelt; wiedergewonnen wurden 2,1628 g.

Die Versuche mit den übrigen Säuren hatten dasselbe Ergebniss; bei keiner der angewandten Säuren konnte ich feststellen, dass durch die Salzsäure ein zerstörender Einfluss hervorgebracht worden sei.

Herrn Professor Pflüger sage ich für die Unterstützung, die er mir auch bei dieser Untersuchung in reichlichstem Maasse durch Rath und That hat zu Theil werden lassen, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank. Ebenso danke ich meinem lieben Freunde und Collegen, Herrn Privatdocenten Dr. Max Bleibtreu, für die vielen werthvollen Winke, die ich bei der Arbeit von ihm empfangen habe.

(Aus dem physiologischen Institut in Wien.)

Experimentelle Untersuchungen über die functionelle Ausschaltung einzelner Muskeln, beziehungsweise Muskelgruppen des Kehlkopfes.

Von

Dr. Michael Grossmann, Privatdocenten in Wien.

(Mit 1 Textfigur.)

Die Folgezustände einer totalen Lähmung des N. laryngeus inferior oder superior bilden bekanntlich schon seit alten Zeiten den Gegenstand experimenteller Untersuchungen.

Unvergleichlich weniger beschäftigte man sich mit der experimentellen Klarstellung jener Erscheinungen, welche im Gefolge einer isolirten Lähmung einzelner Muskeln oder Muskelgruppen des Kehlkopfes auftreten.

Die Anschauungen, welche über die Symptome solcher partieller Paralysen herrschen, sind demnach wohl zum überwiegenden Theile auf theoretischen Combinationen aufgebaut worden.

Es wäre sicherlich zweckentsprechender und auch naturgemässer gewesen, vorerst die Lähmungserscheinungen einzelner Muskeln in bestimmter Weise festzustellen, ehe man daran ging, das weit complicirtere Bild einer gleichzeitigen Paralyse mehrerer und verschiedenartiger Muskeln in allen seinen Einzelheiten klarzulegen.

Auf dem schwierigen Wege, den man eingeschlagen, waren Täuschungen kaum zu vermeiden, und die Deutung der Ausfallserscheinungen einer totalen Recurrenslähmung musste mit um so mehr Fehlern behaftet sein, je weniger die Anschauungen über die Consequenzen der isolirten Lähmung einzelner Kehlkopfmuskeln der Wahrheit nahegekommen sind.

In dieser verfehlten Forschungsmethode dürfte zum Theil auch die Ursache gelegen sein, dass man sich bisher vergeblich abgemüht hat, gewisse Grundfragen zu einem endgültigen Abschlusse zu bringen. Und nur so ist es nach meinem Dafürhalten zu erklären, dass selbst

die Folgezustände eines an und für sich so einfachen Eingriffes, wie einer Recurrens-Durchschneidung, ungeachtet der endlosen Versuche, noch immer keine einheitliche Deutung finden konnten.

Die schroffste Meinungsverschiedenheit auf diesem Gebiete herrscht bekanntlich bezüglich der Behauptung, dass bei Recurrens-Lähmung constant der *M. cricoarytaenoides posticus* zuerst erlahme, und dass in Folge dieser primären Paralyse des Stimmritzenweiterers eine secundäre Contractur aller anderen von demselben Nerven versorgten Muskeln sich entwickle.

Obleich ich mir über den Werth dieser Behauptung schon längst meine Meinung gebildet und dieser auch rückhaltlosen Ausdruck gegeben habe, so erschien es mir bei der Zähigkeit, mit welcher diese Angaben nach wie vor vertreten werden, weiters im Interesse der Klarlegung aller Einzelheiten, welche hier in Betracht kommen, dennoch dringend angezeigt, eine Reihe von Versuchen durchzuführen, bei welchen einzig und allein die Function der Stimmritzenweiterer ausgeschaltet wird, während alle anderen Kehlkopfmuskeln intact bleiben. Bei diesen Experimenten musste sich doch, so dachte ich mir, zeigen, ob unsere bisherigen Vorstellungen von den Erscheinungen einer isolirten *Posticus*-Lähmung richtig sind, und ob der Symptomencomplex, den wir für den Ausdruck eines solchen Zustandes hielten, dem nun absichtlich hervorgerufenen Bilde auch thatsächlich entspricht.

Und was noch weit wichtiger, ja von entscheidender Bedeutung ist: es müsste sich bei diesen Versuchen auch zeigen, ob in Folge einer solchen isolirten Ausschaltung der Stimmritzenöffner nach Wochen oder Monaten jene Stimmbandstellung auftritt, wie sie bisher als Folge derselben angenommen wurde.

Ursprünglich lag bloss die Symptomatologie der *Posticus*-Lähmung in dem Plane meiner experimentellen Untersuchungen, und ich war bereits am 9. November 1897 in der Lage, dem Physiologischen Club zu Wien über die erzielten Versuchsergebnisse — unter gleichzeitiger Demonstration meiner Versuchsthiere — eine vorläufige Mittheilung zu machen¹⁾.

1) Centralbl. f. Physiologie Heft 17. 13. Nov. 1897.

Im weiteren Verlauf meiner Arbeit erstreckte sich meine Aufmerksamkeit und das Ziel meiner experimentellen Untersuchungen auch noch auf andere Fragen, über welche ich hier, gleichwie über die ursprünglich geplanten Versuche, eingehender berichten will.

Eine grosse Anzahl meiner Versuchsthiere habe ich bei wiederholter Gelegenheit auch dem Wiener laryngol. Club demonstrirt.

Versuchsmethode.

Unsere Absicht, den *M. cricoaryt. posticus* ganz abzutragen, haben wir im Beginne unserer Arbeit in der Weise zu verwirklichen gesucht, dass wir die Muskeln und Weichtheile über und neben dem Kehlkopfe vorerst theils durchschnitten, theils bei Seite geschoben und die hintere Kehlkopfswand so weit nach vorne rotirt haben, bis uns der Stimmritzenweiterer ausreichend zugänglich war.

Bei der doppelseitigen Abtragung dieses Muskels musste diese Procedur auf beiden Seiten ausgeführt werden.

Beabsichtigt man bloss die *M. postici* abzutragen, so kann man, wie wir uns wiederholt überzeugt haben, auch unter Zuhilfenahme dieser Anordnung zum Ziele gelangen. Sie ist aber, wie man sich leicht vorstellen kann, mit einer Reihe von Mängeln behaftet, welche die Ausführung des Versuchsplanes wesentlich erschweren.

Am störendsten habe ich den Umstand gefunden, dass man unter den geschilderten Verhältnissen während der Operation nur schwer übersehen kann, ob auch der ganze Muskel exact abgetragen wurde, und trotz aller Vorsicht und Geschicklichkeit nie sicher ist, ob nicht bei der Operation der eine oder der andere Kehlkopfnerv, dessen Unversehrtheit eine wichtige Voraussetzung des Versuches bildet, bei der Operation durch Zerrung oder gänzliche Durchtrennung in seiner Function gelitten hat oder ganz vernichtet wurde. Auf diese Weise ist man dann leicht der Gefahr ausgesetzt, die auftauchenden Erscheinungen als das ausschliessliche Resultat einer isolirten *Posticus*-Lähmung zu halten, während es sich thatsächlich um die Folgezustände einer totalen Paralyse des einen oder des anderen Kehlkopfnerven handelte.

Auch für die Absicht, das Thier noch längere Zeit nach der Operation am Leben zu erhalten, ist die erwähnte Methode, besonders bei bilateraler Verwendung, wenn auch gerade nicht unbrauchbar, so doch gewiss nicht besonders förderlich.

Ich war nun in der glücklichen Lage, die erwähnte Anordnung sehr bald zu verlassen und einen Weg einzuschlagen, der mir mit aller nur wünschenswerthen Bequemlichkeit und Sicherheit nicht allein die exacte Abtragung der Abductoren, sondern, wie ich weiter berichten werde, auch noch eine Reihe anderweitiger Versuche ermöglichte.

Sämmtliche Experimente, die ich hier zu schildern im Begriffe bin, sind nur unter Zuhülfenahme folgender Versuchsmethode durchgeführt worden:

Es wurde die Trachea blossgelegt und an einer beliebigen Stelle unter der Vorsicht, dass beide *N. recurrentes* unversehrt bleiben, quer durchschnitten. — Hierauf wurde das obere Segment der durchschnittenen Luftröhre und sodann auch der Kehlkopf von der vorderen Wand des Oesophagus bis zur Höhe der Aryknorpel stumpf abpräparirt, — Trachea und Larynx aus der natürlichen Lage so weit emporgehoben und gegen den Unterkiefer zurückgeschlagen, bis wir auf der nunmehr nach vorne gewendeten pharyngealen Fläche der hinteren Larynxwand die blossgelegten Stimmritzerweiterer bequem übersehen und je nach Belieben bloss auf der einen oder auch auf beiden Seiten abtragen konnten.

Während wir mit Hülfe eines in die Mitte des Ringknorpels möglichst hoch eingesetzten spitzen Hakens den Kehlkopf und das obere Luftröhrensegment in der geschilderten Position festhalten, zieht auf jeder Seite eine Falte zum Kehlkopfe, in welcher je ein *N. recurrens* eingebettet ist.

Ehe wir nun in der Operation weitergingen, war es nothwendig, sich vorerst zu überzeugen, ob nicht durch den bisherigen Eingriff das eine oder das andere Stimmband gelähmt wurde.

Durch den oberen Trachealstumpf war es leicht und bequem, die Bewegung der Stimmbänder direct zu controliren, oder man konnte durch elektrische Reizung der beiden *N. currentes* prüfen, ob die Leitung dieser, übrigens nicht blossgelegten Nerven durch die bisherige Präparation gelitten habe.

Erst nach zweifelloser Sicherstellung der fortbestehenden Integrität der beiden *N. recurrentes* wurde die beabsichtigte Abtragung der Stimmritzerweiterer, oder aber die in allen späteren Versuchen intendirten anderweitigen Eingriffe, über die ich hier noch eingehender zu berichten haben werde, vollendet.

Um den *M. cricoarytaenoideus posticus* ausser Function zu setzen, hätte es zweifellos genügt, denselben bloss an seiner Insertionsstelle am Processus muscularis des Giessbeckenknorpels durchzutrennen und durch Excision eines Stückes dieser Stelle eine eventuelle Wiederherstellung seiner Function zu verhüten. Wir begnügten uns aber nicht mit einer solchen partiellen Resection des Muskels, wir haben vielmehr denselben in allen Fällen mit Hilfe eines stumpfen Instrumentes zunächst von der breiten Insertionsstelle an der Mitte der Ringknorpelplatte abgelöst und nach und nach bis zum Processus muscularis des Giessbeckenknorpels ganz abpräparirt. Um ganz sicher zu sein, haben wir überdies noch die entblösste Knorpelstelle mit einer Elektrode abgetastet, um uns zu überzeugen, ob nicht von irgend einer Stelle durch Reizung eines etwa übersehenen Muskelrestes noch Abduction des Stimmbandes auszulösen ist.

Bei der Abtragung des Stimmritzenweiterers, die ja bei meiner Operationsmethode mit gar keiner Schwierigkeit und mit einer kaum nennenswerthen Blutung verbunden ist, hat man, abgesehen von der gründlichen Entfernung des Muskels, einzig und allein nur noch darauf zu achten, dass bei der Exstirpation nicht auch der *N. recurrens* in seinen knapp an der äusseren und unteren Portion dieses Muskels verlaufenden Verzweigungen verletzt werde. Man muss also auch in diesem Stadium des Versuches nochmals in der schon erwähnten Weise controliren, ob die Leitung der Kehlkopfnerven unversehrt geblieben ist.

War dies der Fall, dann konnten die beiden Trachealsegmente durch einige Nähte wieder vereinigt werden.

Es genügt vollständig, wenn man an der hinteren und vorderen Wand, sowie auf jeder Seite je eine Naht, somit im Ganzen bloss vier Trachealnähte anlegt. Wir haben übrigens in der Regel eine sehr sorgfältige Vereinigung der Trachealsegmente vorgenommen und waren bemüht, bei der ganzen Operation möglichst aseptisch vorzugehen.

Hierauf wird die Muskel- und Hautwunde in der gewöhnlichen Weise versorgt.

Die Stimmbandbewegungen haben wir in der von mir angegebenen Weise¹⁾ in allen Fällen schon vor der Operation per vias

1) Grossmann, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Posticuslähmung. Arch. f. Laryng. u. Rhin. Bd. 6 Heft 2.

naturales geprüft, um sicher zu sein, dass ein krankhafter Zustand, insbesondere eine Lähmung nicht schon von vornherein bestanden hat.

Eine weitere Kehlkopfuntersuchung erfolgte erst nach ein- oder doppelseitiger Abtragung des Stimmritzenweiterers, und zwar sowohl bei durchschnittener, als auch später bei wieder geschlossener Luftröhre.

Der Befund der verschiedenen Untersuchungsstadien wurde sorgfältig notirt.

Die Versuche sind nur an einigen Katzen, zum überwiegenden Theile an Hunden durchgeführt worden.

Die experimentellen Eingriffe haben wir unter Aether-Morphin-narkose vorgenommen.

Die Thiere vertragen diese Operation auffallend leicht und können daher beliebig lange am Leben erhalten werden. Ich habe fast alle kürzere oder längere Zeit, einige sogar bis vier Monate behufs Beobachtung des weiteren Verlaufes erhalten.

Nur im Verlaufe des Winters ist es vorgekommen, dass einige Thiere in wenigen Tagen nach der Operation an Pneumonie zu Grunde gingen.

Ein weiterer ungünstiger Heilungsverlauf trat gelegentlich ein, indem, während in der weitaus grösseren Mehrzahl der Fälle die beiden Trachealsegmente sich so gründlich und fast spurlos vereinigten, dass die Operationsstelle kaum zu merken war, in einzelnen Ausnahmefällen an der Vereinigungsstelle eine Art von Diastase entstand.

Die beiden anstossenden, durch die Naht wieder vereinigten Knorpel sind weit aus einander gegangen, und es bestand bloss eine bindegewebige Verbindung, welche nach und nach die Form einer Sanduhr annimmt. An der Anheftungsstelle am oberen wie am unteren Knorpelringe bleibt die Lichtung dieses membranösen Sackes gleich weit mit dem Volumen der Luftröhre. Von diesen beiden Stellen verengt sich aber der Sack sowohl von oben, wie von unten gegen die Mitte hin, wo er wie strangulirt erscheint.

Auf diese Weise entsteht eine hochgradige Trachealstenose.

Es ist also dringend angezeigt, bei Athembeschwerden und Stenosengeräuschen, welche in Folge der hier in Rede stehenden experimentellen Eingriffe im Verlaufe der Zeit sich etwa entwickeln sollten, an diesen abnormalen Heilungsvorgang zu denken, wenn wir

uns bezüglich des ursächlichen Zusammenhanges dieser Athmungsstörungen nicht den gröbsten Täuschungen aussetzen wollen.

In allen unseren Versuchen haben wir zum Schlusse durch die Section eine strenge Controle geübt, ob auch der beabsichtigte Eingriff in einwurfsfreier Weise durchgeführt wurde. — Unsichere und zweifelhafte Fälle haben wir selbstverständlich für unsere Schlussfolgerungen nicht verworthen.

Die Abtragung der Stimmritzerweiterer an und für sich hätte wohl keiner weiteren Sectionsbestätigung bedurft, denn unsere Operationsmethode ermöglicht die Correctheit des Eingriffes mit derselben Sicherheit zu controliren wie die Obduction selbst.

Wir haben aber trotzdem in allen Fällen die Section vorgenommen, um einerseits ganz sicher zu gehen und andererseits namentlich desshalb, weil wir mit der Posticusexstirpation auch noch anderweitige Eingriffe combinirt haben, welche bei derselben Versuchsanordnung zwar präzise durchgeführt werden können, in ihrem weiteren Verlaufe aber, wie die Erfahrung lehrte, der Controle dringend bedürftig sind.

Bei unserer Operationsmethode kann man nämlich die Endzweige des N. recurrens, insbesondere den für den Stimmritzerweiterer bestimmten Ast, sowie jenen, der den Adductoren motorische Impulse zuführt, mit Sicherheit verfolgen und genau isoliren. Wir haben nun in unseren Versuchen bald den einen, bald den anderen Ast, mit oder ohne gleichzeitiger Abtragung des Stimmritzerweiterers durchschnitten. Hierbei ergab sich, dass gar nicht selten eine Wiederverwachsung der durchschnittenen Nerven auch dann noch eintritt, wenn bei der Durchschneidung ein Stück resecirt wurde. Diese klinisch recht interessante, im Versuche aber höchst störende und irreführende Erscheinung, welche eine Wochen und Monate lang andauernde Beobachtung entwerthen, machte es dringend nothwendig, in allen Fällen, wo diese Operation vorausgegangen war, durch die Section nachträglich festzustellen, ob nicht durch den weiteren Verlauf der beabsichtigte und thatsächlich vollzogene Eingriff für den Versuchsplan wieder illusorisch gemacht wurde. Von Wichtigkeit war es auch, durch die Section festzustellen, dass die N. recurrentes in ihren, durch den experimentellen Eingriff unbeschädigt gebliebenen Bahnen auch in dem weiteren Verlaufe des Versuches keinen Schaden erlitten haben.

Fig. 1.

a Abductorenast.

b Abductorenast des N.
recurrens.

c M. cricoarytaenoides
posticus.

d N. recurrens.



Die beigegebene Figur soll zur deutlicheren Erklärung unserer Operationsmethode beitragen. Und nun wollen wir zur Schilderung unserer Versuche und deren Ergebnisse übergehen.

I. Versuchsreihe.

Der *M. cricoarytaenoides posticus* beiderseits abgetragen.

Wir haben diese Operation an 15 Thieren — 3 Katzen und 12 Hunden — ausgeführt.

Bei dem völlig gleichlautenden Resultate können wir uns wohl darauf beschränken, aus dieser und auch aus allen folgenden Versuchsreihen nur einzelne Beispiele aus unseren Versuchsprotokollen anzuführen.

Versuch.

Am 19. Mai 1897 wurde einem mittelgrossen jungen Hunde beide *M. cricoarytaenoides postici* abgetragen. Bei der Athmung setzen die Stimmbänder vor und nach der Vereinigung beider Trachealsegmente ihre Bewegungen fort, nur gehen sie bei der Inspiration über eine mässige Strecke nicht hinaus. Die einzelnen Abductionen sind im Vergleiche zu jenen vor der Operation merklich eingeschränkt.

Wird mit Hilfe eines Fingerdruckes die Luftröhre comprimirt und das Thier auf diese Weise dyspnoisch gemacht, erfolgt eine tiefe Inspiration, wobei die Stimmbänder jedesmal unverkennbar weiter auseinandergehen.

30. Mai. Auch bei ruhiger Respiration besteht etwas Athemnoth und Stenosengeräusch. Bei der Kehlkopfuntersuchung sieht man, dass die Stimmbänder während der Athmung continuirlich Bewegungen machen. Sie gehen bei der Inspiration auseinander und nähern sich während der Expiration. Wird das Thier in Folge von Compression der Trachea dyspnoisch, so gehen, wie am 19. Mai die Stimmbänder bei der tiefen Athmung noch mehr auseinander.

Bei der Phonation normaler Verschluss der Stimmritze.

Das Thier wurde getödtet, bei der Section zeigte sich, dass beide *M. postici* vollständig abgetragen waren, und dass man durch elektrische Reizung keine Spur einer Abduction mehr auszulösen vermag. — Auf Reizung der *N. recurrentes* erfolgte Adduction.

Versuch.

Einem ziemlich grossen Hunde wurde am 28. Mai 1897 der Stimmritzenweiterer beiderseits abgetragen.

Die Stimmbänder gehen bei offener und später auch bei geschlossener Trachea mit jeder Inspiration auseinander und nähern sich in der Phase der Expiration.

Auffallend ist es, dass bei der Einathmung bloss der mittlere Abschnitt der Glottis weiter wird, während die Aryknorpel an der Abduction nur minimal

Theil nehmen. Die Stimmritze zeigt also bei der Inspiration eine elliptische Form. Mit jeder tiefen und forcirten Einathmung gehen die Stimmbänder mehr auseinander und wird der kleine Durchmesser der Elipse grösser. Die Stimmbänder gehen mehr auseinander, ohne dass sich hierbei die Aryknorpel wesentlich betheiligen würden. An den Stimmbändern bemerkt man hier und da gewisse unregelmässige, eine Art atactische Bewegungen.

Am 11. Juni, also nach beiläufig 14 Tagen, derselbe Befund.

Es wurden nun bei diesem Thiere, ehe wir es getödtet haben, die beiden N. recurrentes durchschnitten.

Die Bewegungen der hochgradig adducirten Stimmbänder haben während der Athmung vollkommen aufgehört.

Bei forcirtem Athmen Annäherung der Stimmbänder.

Section: Beide Mm. posti vollständig exstirpirt.

Versuch.

Ein sehr grosser, weisser zottiger Hund. Beide Stimmritzen-erweiterer am 12. October 1897 abgetragen.

Mit jeder Inspiration gehen die Stimmbänder auseinander.

Am 22. October. Beide Stimmbänder machen atactische Bewegungen. Mit jeder tiefen Einathmung wird die Glottis ziemlich weit geöffnet. Mässige Dyspnoe.

Am 1. November 1897 wurde dieses Thier von Herrn Prof. Exner untersucht, und er hatte die Güte, in mein Versuchsprotokoll folgenden Befund zu dictiren: „Beide Stimmbänder gehen mit jeder Inspiration auseinander, — wenn auch etwas weniger als unter normalen Verhältnissen.“

Am 9. November habe ich nebst anderen Versuchsthieren, auch diesen Hund dem Wiener physiologischen Club demonstrirt.

Am 21. November 1898 notirte ich denselben Befund wie am Tage der Operation.

Das Thier wurde getödtet, und die Section bestätigte, dass die M. postici vollständig exstirpirt waren.

Bei unserer Versuchsweise waren wir in der Lage, die Function des Stimmritzen-erweiterers auch ohne seine Exstirpation, also bei gänzlicher Erhaltung dieses Muskels, einzustellen.

Wie unsere bereits vorgeführte Figur zeigt, lässt sich der für den M. cricoarytaenoideus posticus bestimmte Ast des N. recurrens mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit präpariren.

Wir brauchten also nur diesen Ast zu durchschneiden, um eine totale Posticuslähmung hervorzurufen.

Wenn auch von vorneherein anzunehmen war, dass die Paralyse des Stimmritzen-erweiterers keinen anderen Kehlkopfbefund zur Folge haben wird, als die totale Exstirpation dieses Muskels, so haben wir uns dennoch veranlasst gesehen, unseren Versuchsplan auch auf

diesem Wege zu verfolgen. Es hatte für uns einerseits einen gewissen Reiz, das klinische Bild einer isolirten Posticuslähmung experimentell möglichst treu nachzuahmen, und andererseits, wenn bei der Exstirpationsmethode noch immer Zweifel geltend gemacht werden konnten, ob nicht einzelne, noch functionsfähige Muskelfasern und deren fortdauernder Einfluss übersehen worden sind, kann ein derartiger Verdacht bei einem Muskel, der in Folge von Durchschneidung seines motorischen Nerven zweifellos ganz gelähmt wurde, wohl kaum mehr erhoben werden.

Bei der Durchführung dieses Eingriffes sind wir folgendermaassen vorgegangen:

Beide Endverzweigungen des N. recurrens, sowohl das Bündel für die Adductoren, als auch jenes für den Abductor, wurden durch Präparation blossgelegt.

Mit Hilfe einer Elektrode versicherten wir uns, dass durch die Reizung eines Bündels die Stimmritze thatsächlich nur geöffnet und durch die Reizung des anderen nur geschlossen wird. Es wurde also nicht allein durch den anatomischen Verlauf, sondern durch den Reizungseffect der Abductorenast bestimmt.

Nach Durchschneidung dieses Astes wurde vom N. recurrens aus bloss Adduction ausgelöst. Im Uebrigen blieben sich alle anderen Vorkehrungen und die Reihenfolge der Beobachtungen gleich, wie in den vorhin geschilderten Experimenten.

II. Versuchsreihe.

Der Abductorenast des N. recurrens beiderseits durchschnitten.

Von den sechs hieher gehörigen Versuchen wollen wir nur den folgenden schildern:

Versuch.

Grosser, gelbschwarzer Dachshund. Am 18. Februar 1898 wurde der Posticusast des N. recurrens beiderseits durchschnitten und grösserer Vorsicht halber, um eine Wiederverwachsung dieses Astes zu verhüten, ein Stück reseziert.

Mit jeder Inspiration gehen die Stimmbänder so weit auseinander, dass man es kaum glauben würde, dass die Function der Stimmritzenöffner aufgehoben ist.

22. Februar. Es bestehen nur minimale Stenosengeräusche. Das Thier athmet fast frei, und nur bei der Aufregung tritt Dyspnoe auf. Mit jeder Inspiration gehen die Stimmbänder nach aussen, und bei jeder Phonation erfolgt prompter Verschluss.

8. März. Deutliche, bei Aufregung des Thieres zunehmende Stenosen-geräusche und Athembeschwerden. Stimme erhalten. Bei der Inspiration gehen die Stimmbänder deutlich auseinander.

25. März. Hochgradige Dyspnoe und starke Stenosengeräusche. Die Stimmbänder gehen mit jeder Inspiration auseinander.

18. April. Um die Aufregungen des Thieres zu vermeiden, wurde dasselbe in tiefer Morphinarkose untersucht. Es bestehen nach wie vor starke Stenosengeräusche und bedeutende Athembeschwerden. Beide Stimmbänder, welche continuirlich oscilliren, gehen mit jeder Inspiration prompt und ziemlich weit auseinander.

Beim Abtöden des Thieres treten, während der agonalen forcirten Inspirationen (der Schnappbewegungen) die Abductionen der Stimmbänder noch energischer und ausgiebiger auf.

Section. An der operirten Stelle der Luftröhre besteht eine hochgradige Diastase und Stenose. Die Reizung der N. recurrentes ergibt nur Adduction der Stimmbänder. Nach Durchschneidung des Adductorenastes war weder vom Nerven aus, noch durch directe Reizung der beiden hochgradig atro-phischen M. postici eine Abduction zu erzielen.

In diesem Versuche waren also die allmählig sich steigernden Athembeschwerden und die hochgradigen Stenosengeräusche nicht so sehr durch die Lähmung der Stimmritzenweiterer als durch die in Folge der schlechten Verschmelzung beider Trachealsegmente entstandene Stenose bedingt.

Ausser den erwähnten sechs Versuchen, bei denen wir den Abductorenast des N. recurrens durchschnitten haben, und bei denen im Gefolge der in solcher Weise gelähmten Stimmritzenweiterer, die ganz gleichen Kehlkopferscheinungen aufgetreten sind, verfügen wir noch über eine Anzahl von Versuchen, bei denen der gleiche experimentelle Eingriff einen ganz anderen Verlauf genommen hat.

Obgleich nun die nachträgliche Obduction gezeigt hat, dass wir es in diesen Fällen mit misslungenen Experimenten zu thun hatten, so glaube ich doch, auch einen solchen Fehlversuch mittheilen zu sollen, da er einerseits einzelne bemerkenswerthe Erscheinungen geboten hat und andererseits Demjenigen, der diese Versuche zu wiederholen beabsichtigt, werthvolle Directiven abgibt.

Versuch.

Am 30. September 1897 wurde einem kleinen schwarzbraunen Rattler der Abductorenast des N. recurrens nach vorsichtiger Präparation und Prüfung durch elektrische Reizung beiderseits durchschnitten und ein Stück dieses Astes resecirt. Die beiden Stimmritzenweiterer sind intact geblieben.

Die beiden Stimmbänder, in denen unregelmässige Zuckungen auftraten, gehen mit jeder Inspiration zwar nur wenig, aber immerhin ganz deutlich auseinander. Mässige Dyspnoe, welche sich bei Aufregung des Thieres steigert die Stimme hat keinen Schaden erlitten.

Am 9. October 1897 mässige Dyspnoe. Mit jeder Inspiration gehen die Stimmbänder, wenn auch in geringerem Umfange als unter normalen Umständen, auseinander, nähern sich während der Expiration und schliessen prompt bei der Phonation.

Am 22. October 1897. Dyspnoe in ziemlichem Grade. Beide Stimmbänder bewegen sich mit jeder Inspiration auffallend gut nach aussen.

Am 9. November 1897 habe ich das Thier dem Wiener physiologischen Club vorgestellt. Der Befund war derselbe wie am 22. October.

Am 5. December 1897. Hochgradige Dyspnoe, trotzdem die Stimmbänder mit jeder Inspiration weit auseinandergehen.

Am 18. Januar und am 2. Februar 1898 notirte ich folgenden Befund. Hochgradige Stenosengeräusche, starke Athemnoth, bei maximaler Erweiterung der Glottis während der Inspiration, Stimme erhalten.

Es wurde nun das Thier getödtet und die Section vorgenommen. An der operirten Stelle der Luftröhre eine hochgradige Diastase und Strangulirung.

Die elektrische Reizung der N. recurrentes ergibt beiderseits energische Adduction der correspondirenden Stimmbänder. Nach Durchschneidung des Adductorenastes erfolgt auf jede Reizung des Recurrensstammes, und zwar sowohl rechts wie auch links, eine prompte Abduction des betreffenden Stimmbandes.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir auch in diesem Falle, gleichwie in allen anderen dieser Versuchsreihe, den Abductorenast ganz bestimmt durchschnitten und auch zum Theile resectirt haben. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht schon der Umstand, dass gleich nach der Operation oscillirende Bewegungen der Stimmbänder auftraten und noch mehr, dass sich sofort Athembeschwerden, wenn auch nur in mässigem Grade einstellten.

Die Abductionsbewegungen der Stimmbänder haben im weiteren Verlaufe in dem Maasse zugenommen, als die Nervenleitung zum Stimmritzenenerweiterer sich wieder regenerirt hat. Die Athemnoth und das Stenosengeräusch hat aber trotz der wiedergewonnenen maximalen Erweiterungsfähigkeit der Glottis sich nicht nur nicht verringert, sondern mit der zunehmenden Stenose in der Luftröhre noch weiter erhöht.

Die Schilderung dieses Fehlversuches hatte nur den Zweck, auf die Möglichkeit eines solchen Wiederverwachsens eines durchschnittenen und selbst resectirten Nerven und auf den ursächlichen

Zusammenhang der dabei eventuell auftretenden hochgradigen Athembeschwerden ausdrücklich aufmerksam zu machen.

Wir haben bisher zwei Methoden kennen gelernt, mit deren Hilfe man die Stimmritzenweiterer ausser Function setzen kann.

Will man nun die Vorsicht bis zur äussersten Grenze treiben, und hat man trotz unserer bequemen und zuverlässigen Versuchsanordnung noch immer Bedenken, ob auch bei der Exstirpation des Muskels oder bei der Resection seines Nerven die beabsichtigte totale Lahmlegung der Stimmritzenweiterer in einwurfsfreier Weise thatsächlich erreicht wurde, dann ist es naheliegend, dass man dieses Ziel durch die gleichzeitige Anwendung beider Eingriffe anstrebt.

Diese Operationsmethode bildete unsere

III. Versuchsreihe.

Der Abductorenast des N. recurrens beiderseits durchschnitten und sodann der M. cricoarytaenoides posticus bilateral exstirpirt.

Von den vier zu dieser Gruppe gehörenden Versuchen wollen wir hier zwei schildern, von denen der eine an einem Hunde, der andere an einer Katze durchgeführt worden ist.

Versuch.

Am 2. Juli 1897 haben wir einem mittelgrossen Hunde vorerst den dem Stimmritzenweiterer angehörenden Ast des rechten N. recurrens durchschnitten und hiernach den M. posticus derselben Seite abgetragen. Der Kehlkopfbefund wurde nach diesem Eingriffe, bei noch fortwährend offener Trachea aufgenommen und lautete: Die Stimmritze asymmetrisch. — Links geht das Stimmband in der Phase der Inspiration weit mehr nach aussen als rechts. Das Stimmband der nichtoperirten Seite bildet im Momente der Einathmung in der Gegend des Processus vocalis einen Winkel, während das andere einen mehr geradlinigen Verlauf zeigt. Ueberdies sieht man an dem Stimmbande der operirten Seite oscillirende atactische Bewegungen.

Nun wurde ganz dieselbe Operation auch an der linken Seite ausgeführt.

Bei der darauffolgenden vor und nach der Vereinigung der Luftröhre vorgenommenen Untersuchung zeigte sich, dass die Asymmetrie der Glottis nun wieder verschwunden ist. Die Stimmbänder gehen mit jeder Inspiration synchron auseinander und nähern sich in der Phase der Expiration.

Wir wollten nun in diesem, wie in zahlreichen anderen Versuchen die soeben geschilderten Erscheinungen der isolirten Lähmung der Stimmritzenweiterer mit dem Zustande einer totalen Recurrensparalyse vergleichen.

Zu diesem Zwecke wurde zuerst der rechte *N. recurrens* durchschnitten. Die Folge davon war, dass das rechte Stimmband in hochgradiger Adductionsstellung fast unbeweglich stillstand, während das linke seine In- und Expirationsbewegungen fortsetzt.

Nach Durchschneidung auch des linken *N. recurrens* hört die Beweglichkeit des Stimmbandes auch dieser Seite fast gänzlich auf.

Die Glottis ist unvergleichlich enger als zur Zeit, wo bloss die *M. postici* ausser Function gesetzt waren, und besitzt nicht mehr die ellipsoide Form wie früher.

Die Stimmbänder verlaufen geradlinig und nach rückwärts etwas divergirend.

Bei zunehmender Dyspnoe werden die Stimmbänder mit jeder forcirten Inspiration genähert.

Bei jeder Expiration sieht man eine Dehnung der Stimmbänder von vorne nach rückwärts, wobei sie gleichzeitig etwas genähert werden, die bekannte Wirkung des *M. cricothyreoideus*. Lässt diese Muskelaction mit der Beendigung der Expiration nach, dann erscheint die Glottis wieder etwas weiter. Dadurch bekommt man während einer solchen dyspnoischen Athmung den Eindruck, dass sich die Stimmbänder auch noch nach der totalen Recurrenslähmung mit jeder Ein- und Ausathmung bewegen.

Versuch.

Am 4. Juli 1897 wurde einer grossen Katze vorerst der *Abductorenast* des rechten *N. recurrens* durchschnitten und der *M. posticus* derselben Seite abgetragen.

Bei noch offener Trachea sieht man eine assymetrische Glottis; hochgradige Abduction des linken Stimmbandes und weit geringere des rechten, im Momente der Inspiration.

Nach Ausführung derselben Operation auch auf der linken Seite schwindet die Asymmetrie, und beide Stimmbänder vollführen ihre Athembewegungen sowohl nach aussen wie nach innen prompt und energisch. — Nur im Vergleiche mit den maximalen Abductionen vor der Operation, wenn man sich diese gemerkt hat, sind die Bewegungen nach aussen während der Einathmung etwas schwächer.

Nach dem Verschlusse der Trachea erleiden die geschilderten Erscheinungen insoferne eine Veränderung, als die Stimmbandbewegungen während der Einathmung — offenbar in Folge der paralysirenden Wirkung des sinkenden intrapulmonalen Druckes — weit geringer werden. Immerhin erfolgt noch mit jeder Inspiration ein promptes und deutliches Auseinandergehen, inso lange bloss die Stimmritzenerweiterer ausser Function gesetzt sind. Diese Bewegungen hören erst auf, nachdem auch der Stamm der beiden *N. recurrentes* durchschnitten wurde.

Will man die Veränderungen und den Grad der Einschränkung der Stimmbandbewegungen nach Ausschaltung der Abductoren studiren,

ist es zweckmässiger, den *M. posticus* bloss auf der einen Seite lahmzulegen. Es ist ja bekannt, dass die Auswärtsbewegungen der Stimmbänder selbst bei tiefer Inspiration auch unter normalen Verhältnissen und bei ganz intacten Kehlköpfen nicht allein beim Thiere, sondern auch beim Menschen grossen Schwankungen unterliegen. Bei den doppelseitigen Lähmungen der *M. cricoarytaenoidei postici* kann man also im Experimente nur schwer bestimmen, wie viel diese Bewegungen durch den Eingriff an In- und Extensität eingebüsst haben. Auch die sonstigen etwa auftretenden Veränderungen können leicht übersehen werden, wenn auf beiden Seiten die gleichen Verhältnisse herrschen.

Die sämtlichen bisher geschilderten Versuche haben wir also in der Weise wiederholt, dass wir die bezüglichen Eingriffe nicht doppelseitig, sondern bloss unilateral ausgeführt haben.

In einer Reihe von Experimenten wurde der eine Abductor abgetragen, in einer anderen Reihe der für den Stimmritzenweiterer bestimmte Ast des *N. recurrens* durchschnitten und endlich in einer weiteren Gruppe diese beiden Operationen, wie bei den doppelseitigen Eingriffen, gleichzeitig durchgeführt. Nachdem der Effect in allen drei Variationen, wie wir bei den früheren Operationen gesehen haben, der gleiche bleibt, so wird es wohl genügen, bloss die letzte Combination, bei welcher sowohl der Nerv durchschnitten, als auch der Muskel abgetragen wurde, hier als

IV. Versuchsreihe,

unilaterale Exstirpation des *Posticus* nach vorausgegangener Durchschneidung seines Nerven, zur Sprache zu bringen und aus derselben bloss ein Beispiel anzuführen.

Versuch.

Ein weiss und graugefleckter, ziemlich grosser Hund mit sehr grossem Kehlkopfe und einer Trachea von auffallender Weite.

Am 28. September 1897 wurde der rechte *M. posticus* nach vorausgegangener Durchschneidung seines Nerven abgetragen. — Im ersten Momente ist im Kehlkopfe kaum eine Veränderung zu merken, insbesondere ist zwischen dem einen und dem anderen Stimmbande ein auffallender Unterschied nicht zu sehen.

Bei eingehenderer Beobachtung aber fällt es auf, dass an der operirten Seite die Abductionsbewegungen des Stimmbandes im Vergleiche mit der anderen Seite denn doch geringer ausfallen; dass der Aryknorpel etwas mehr nach vorne

zu stehen kommt und sein Processus vocalis in der Phase der Inspiration nicht wie auf der intacten Seite nach aussen rotirt wird; dass das rechte Stimmband in Folge dessen während der Einathmung mehr den geradlinigen Verlauf beibehält und nicht eine winklige Stellung einnimmt, wie das linke Stimmband.

Endlich sieht man fibrilläre Zuckungen hier und da auftreten, und zwar nicht allein am Stimmbande der operirten, sondern auch der nichtoperirten Seite.

Die Stimme und Athmung haben keine bemerkenswerthe Veränderung erlitten.

Am 5. October. Derselbe Befund. Bei Aufregung des Thieres Stenosen-geräusch und Athembeschwerden in geringem Grade.

Am 9. October. Das rechte Stimmband macht mit jeder Inspiration deutliche Bewegungen nach aussen, wenn auch in unverkennbar geringerem Umfange als das linke Stimmband. — Mässige Athembeschwerden bei Schmerzens-äusserungen des Thieres.

Am 1. November wurde das Thier Herrn Professor S. Exner demonstrirt, der von dem Befunde folgende Schilderung gab: „Das rechte Stimmband macht mit jeder Inspiration deutliche Bewegungen nach aussen. Der linke Aryknorpel zeigt energische Rotationen, gewisse charakteristische Bewegungen nach aussen, was rechts nicht zu sehen ist.“

Nach Constatirung dieses Befundes wurde das Thier getödtet und eine sorgfältige Obduction vorgenommen. — Auf elektrische Reizung der N. recurrentes erfolgt beiderseits Adduction. Die Nervenleitung hat also auch auf der operirten Seite keine Unterbrechung erlitten. Der Stimmritzenenerweiterer ist rechterseits total abgetragen. Die muskellose Stelle an der rechten Seite wurde mit den stärksten elektrischen Strömen abgetastet, ohne auch nur den allergeringsten Effect zu erzielen.

Das wichtigste Ergebniss der bisher geschilderten einzelnen Versuche, welche wir aus einer ansehnlichen Anzahl von ganz analogen und in den correspondirenden Gruppen auch gleichlautenden Experimenten als Beispiele angeführt haben, besteht in dem Nachweise der Thatsache, dass die Stimmbänder sich auch noch nach der totalen Entfernung der Stimmritzenenerweiterer bei jeder Einathmung nach aussen bewegen.

In meiner, im Archiv für Laryngologie und Rhinol. 6. B., 2. Heft erschienenen Arbeit¹⁾ habe ich S. 337 von dem Folgezustande einer isolirten Posticuslähmung auf Grund einer rein theoretischen Betrachtung folgendes Bild entworfen: solange nur die Oeffner gelähmt sind, ist von einer bleibenden Adduction- oder Medianstellung der Stimmbänder selbstverständlich keine Rede:

1) Grossmann, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Posticuslähmung. Arch. f. Laryng. und Rhinol. Bd. 6 Heft 2 S. 337. 1897.

„Die Stimmbänder werden im Gegentheile ihre Position fortwährend wechseln, je nachdem die Schliesser sich contrahiren oder in ihrer Ruhelage verharren. Man muss also annehmen, dass bei der Contraction Medianstellung, in der Ruhepause aber, wo nicht allein die Action der Öffner, sondern auch der Schliesser eingestellt ist, eine gewisse Mittelstellung eintreten wird.“

Diese Vorstellung war zweifellos richtig, aber keineswegs vollständig.

Auf Grund unserer neueren Versuche können wir nun nach der unmittelbaren Beobachtung der Erscheinungen einer isolirten Lähmung der Stimmritzenweiterer mit aller Bestimmtheit die Behauptung hinzufügen, dass die Lateralbewegungen der Stimmbänder in der Phase der Inspiration auch unter diesen Umständen keineswegs aufhören, sondern, wenn auch etwas eingeschränkt, so doch ganz bestimmt und ausnahmslos fortgesetzt werden.

Mit der Feststellung dieser ebenso überraschenden, wie über allen Zweifel sichergestellten klinisch, wie physiologisch gleich bedeutungsvollen Erscheinung war zunächst der Nachweis erbracht, dass die Vorstellungen, welche von dem klinischen Bilde einer isolirten Paralyse der Stimmbandabductoren zur Stunde noch allgemein herrschen, ganz unrichtig sind.

Die in Rede stehenden Versuchsergebnisse haben uns aber auch weiter gezeigt, dass die Diagnostik einer isolirten Posticuslähmung derzeit wenigstens noch mit nicht unerheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Wir haben bereits daran erinnert, dass die Inspirationsbewegungen der Stimmbänder auch bei intacten Kehlköpfen und bei einer und derselben Thierspecies grossen Schwankungen unterliegt. Es wird also schwer sein, in einem gegebenen Falle zu erkennen, ob der Grad der Abductionen noch innerhalb der physiologischen Breite sich bewegt, also noch sufficient ist, oder bereits einer pathologischen Einschränkung entspricht, und der Ausdruck einer partiellen Schwächung oder gar einer totalen Lähmung der Stimmritzenöffner ist. Bei einseitigem Processe wird der Vergleich der Configuration der Stimmbänder, des geschilderten Verhaltens des Processus vocalis auf der einen und der anderen Seite, endlich die Excursionsdifferenzen der beiden Stimmbänder während der Einathmung werthvolle Anhaltspunkte bieten. Bei den doppelseitigen Lähmungen aber

sind solche Anhaltspunkte nicht gegeben. Kurz und gut, wir werden es erst lernen müssen, die isolirten Lähmungen der Stimmritzen-erweiterer mit Bestimmtheit zu erkennen, und werden uns auf Grund unserer Versuchsergebnisse vor Augen zu halten haben, dass die Lähmung der *M. postici* die Abductionsbewegungen der Stimmbänder durchaus nicht gänzlich sistirt, wie wir dies bisher angenommen haben.

Vom physiologischen Standpunkte drängte sich nun die Frage auf: welche Kräfte sind es, die eine Auswärtsbewegung der Stimmbänder selbst dann noch ermöglichen, wenn der *Musc. cricoarytaenoideus post.* ausser Function gesetzt wurde?

Wir haben auch diese Frage einer experimentellen Prüfung unterzogen und waren zunächst bemüht, uns darüber Klarheit zu verschaffen, ob die in Rede stehende Auswärtsbewegung durch Contractionen gewisser Muskeln, also durch eine active Function, oder aber bloss durch das zu Ende der Expiration eintretende Nachlassen der Adduction — also passiv — bedingt wird.

Mit jeder Expiration erfolgt eine durch die Contractionen des *M. cricothyreoideus* bedingte Annäherung der Stimmbänder. Es sollte nun geprüft werden, ob nicht die Erweiterung der Stimmritze in der Phase der Einathmung bei des genannten Muskels beraubtem Kehlkopfe einzig und allein oder auch nur zum Theile auf das Nachlassen der Adduction nach beendeter Ausathmung zurückzuführen sei.

Dieser Prüfung war unsere

V. Versuchsreihe

gewidmet.

Hat der *M. cricothyreoideus* einen Einfluss auf die bei totaler Lähmung der Stimmritzen-erweiterer noch fortbestehenden Auswärtsbewegungen der Stimmbänder?

Aus der Reihe der hierher gehörenden Versuche soll wieder nur ein Beispiel angeführt werden.

Versuch.

Ein mittelgrosser gelbschwarzer Spitz 16. Februar 1898. Die *M. cricoarytaenoidei postici* beiderseits abgetragen. Bei der Inspiration gehen die Stimmbänder auseinander. Mässige Dyspnoe, ein Stenosen-geräusch hörbar. Auffallend heisere Stimme.

22. Februar. Bei der Inspiration mässiges Auseinandergehen, bei der Expiration Adduction der Stimmbänder. Nur geringe Athembeschwerden, Stimme intact.

8. März. Derselbe Befund.

25. März. Befund unverändert. Selbst bei Aufregung des Thieres und starken Athemanstrengungen sieht man noch in der Phase der Inspiration eine deutliche Abductionsbewegung der beiden Stimmbänder. Stimme erhalten.

12. April. Bei hochgradiger Aufregung des Thieres, welches continuirlich heult, starke Athembeschwerden und Stenosengeräusche. Zunge cyanotisch. Die Stimmbänder gehen bei der Einathmung nur wenig auseinander.

In der tiefen Aethernarkose wird die Athmung erheblich freier, und die Stimmbänder gehen mit jeder Inspiration weit mehr auseinander.

Am 19. April wurden dem Thiere die beiden N. laryngei superiores durchgeschnitten.

Vor dieser Operation sah man die beiden Stimmbänder mit jeder Inspiration deutlich auseinandergehen.

Nach der Operation gehen die Stimmbänder mit jeder Einathmung weit mehr auseinander und bilden eine rautenförmige Stimmritze. Stimme sehr verändert und ähnelt mehr einem Röcheln.

22. April. Die Stimmbänder gehen bei der Inspiration weit auseinander.

Das Thier wurde nun nach mehr als zweimonatlicher Beobachtungsdauer getödtet, und die Section lehrte, dass von den beiden Stimmritzenweiterern auch nicht eine Spur mehr vorhanden war.

Diese Versuchsreihe lehrte uns also, dass die fraglichen Inspirationsbewegungen der Stimmbänder nicht durch die Function, resp. Functionspause des M. cricothyreoideus bedingt sind. — Man kann vielmehr, nachdem diese Abductionsbewegungen nach Ausschaltung dieses Muskels an Umfang zugenommen haben, weit eher annehmen, dass der M. cricothyreoideus den Bedingungen, welche den in Rede stehenden Auswärtsbewegungen der Stimmbänder zu Grunde liegen, entgegenwirkt. Jedwede, wie immer bedingte abducirende Kraft wird bei schlaffen Stimmbändern weit leichter zur Geltung kommen, als wenn diese gespannt sind und dadurch einen gewissen Widerstand leisten.

Es ist ja richtig, dass mit Beendigung der Ausathmung die mit derselben einhergehende — durch die Contraction des M. cricothyreoideus bedingte — Einengung der Stimmritze wieder nachlässt, die Glottis etwas weiter wird, und dass dieser Factor in gewissem Sinne auch hier in die Wagschale fällt. Nicht von dieser Art der Erweiterung ist aber in unseren Versuchen die Rede. Dass die fraglichen Abductionsbewegungen auch nach Lähmung der M. cricothyreoidei noch fortbestehen, haben wir soeben experimentell nachgewiesen. Weiters ist noch hervorzuheben, dass die Erweiterung

durchaus nicht in die Pause zwischen Aus- und Einathmung fällt, dass sie vielmehr mit jeder Inspiration geradeso typisch einsetzt, wie wir es bei erhaltenen *M. cricoarytaenoidei postici* beobachten können.

Weitere Anhaltspunkte für die Richtigkeit unserer Annahme, dass es sich hier um eine ganz andere Art von Erweiterung handelt, als diejenige ist, welche durch die rhythmisch auftretenden Ruhepausen des *M. cricothyreoideus* bedingt wird, bietet uns der Vergleich zwischen dem Verhalten der Stimmbänder bei totaler Recurrenslähmung einerseits und isolirter *Posticusparalyse* andererseits. Operirt man nach meiner Methode, so wird man, solange die Luftröhre noch durchtrennt ist, folgende Beobachtung machen: Nach Durchschneidung beider *Recurrentes* werden die Stimmbänder ihre jeweilige Stellung unbeweglich beibehalten und bei den einzelnen Einathmungen sich nicht vom Flecke rühren. Sind aber bloss die *M. postici* abgetragen, so werden die Stimmbänder in allen Fällen ausnahmslos mit jeder Inspiration auseinander weichen. Ja noch mehr, wenn wir in das untere Segment der Trachea eine Canüle einführen und deren äussere Oeffnung zustopfen, dann werden die Abductionsbewegungen der Stimmbänder mit der Zunahme der Dyspnoe an Energie in unverkennbarer Weise zunehmen.

In beiden Fällen war der *M. cricothyreoideus* vorhanden; wenn es sich also bloss um den Effect seines wechselnden Functionszustandes handeln würde, dann müssten diese Auswärtsbewegungen auch bei der totalen Recurrenslähmung vorhanden sein.

Aber auch das Verhalten der Stimmbänder nach Vereinigung der beiden Luftröhrensegmente spricht zu Gunsten der Annahme, dass es sich hier um andere Einflüsse handelt, als diejenige von Seiten des *M. cricothyreoideus*.

Wenn nach der Durchschneidung der beiden *N. recurrentes* das Thier sich ruhig verhält, sei es, dass es sich in tiefer Narkose befindet, oder dass die Stimmritze nach der Operation nicht allzu enge geworden ist, dann bleiben die Stimmbänder bei einer wenn auch nur relativ ruhigen Athmung unbeweglich stehen. Es erfolgt bei der Inspiration nicht die allergeringste Bewegung nach aussen, und es findet auch bei der Expiration keine Annäherung statt.

Unter gleichen Umständen, d. i. solange die Athmung noch sufficient ist, werden in den Fällen, wo bloss die *Mm. postici* ausgeschaltet wurden, die Athembewegungen der Stimmbänder ausnahmslos und ununterbrochen fortgesetzt.

Bekommt aber das Thier Athembeschwerden, dann treten in dem einen, wie in dem anderen Falle so ziemlich dieselben Erscheinungen auf. Es werden die Stimmbänder durch die Saugkraft des intrapulmonalen Druckes genähert, undz war um so mehr, je hochgradiger die Dyspnoe ist.

Durch den die Stimmritze verengernden Einfluss des negativen Luftdruckes in der Periode der forcirten Inspiration, werden bei der isolirten Posticuslähmung jene Kräfte paralsirt, welche bei der ruhigen Athmung eine Auswärtsbewegung der Stimmbänder bedingen.

Im Experimente können wir aber auch noch unter diesen Umständen herausfinden, ob eine isolirte Posticuslähmung oder eine totale Recurrensparalyse vorliegt. Wir brauchen nur irgend ein stabförmiges Instrument in die Glottis einzuführen, auf diese Weise dem Ansaugen der Stimmbänder ein mechanisches Hinderniss entgegenstellen, und es tauchen sofort die rhythmischen Inspirationsbewegungen auf, wenn bloss die *M. postici* ausgeschaltet waren, während die Stimmbänder unbeweglich ihre Stellung beibehalten, wo die *N. recurrentes* durchschnitten wurden.

Den Unterschied im Verhalten der Stimmbänder unter den zwei verschiedenen Bedingungen können wir noch aus folgendem Versuche ersehen:

Wenn man die Trachea mit dem Finger von vorne nach rückwärts zusammendrückt und dadurch eine hochgradige Dyspnoe hervorruft, so werden die Stimmbänder — da bei dieser Versuchsanordnung die stimmritzenverengende Kraft des sinkenden intrapulmonalen Druckes sich nicht geltend machen kann — ganz beträchtlich auseinandergehen, falls es sich bloss um eine Lähmung der *M. postici* handelt — eine Erscheinung, welche unter den gleichen Bedingungen bei totaler Recurrensparalyse nie hervorzurufen ist.

Nachdem die Saugkraft eines rasch sinkenden intrapulmonalen Druckes jene Kräfte, welche eine Auswärtsbewegung der Stimmbänder auch bei ausgeschalteten *M. postici* noch ermöglichen, gänzlich paralsiren und bei jeder Einathmung bis zum Stimmritzenverschluss führen kann, sind zur experimentellen Prüfung der Folgezustände von isolirten Posticuslähmungen nur grössere Thiere zu wählen, bei denen nach dieser Operation solche bedrohliche Athembeschwerden nur selten auftreten. Ebenso ist es bei der fortgesetzten Beobachtung des Versuchsthiere's angezeigt, dass man dasselbe, um es vor jeder grösseren Aufregung und den dadurch bedingten Athembeschwerden

zu bewahren, bei jeder neuerdings vorzunehmenden Untersuchung narkotisiert. Thiere mit doppelseitiger Posticuslähmung können, solange sie sich ruhig verhalten, so frei athmen, dass man kaum etwas bemerkt. Bei der geringsten Aufregung oder Anstrengung treten aber sofort Stenosengeräusche und Athembeschwerden auf.

Bei jungen Thieren kann es wohl geschehen, dass sie in Folge der erörterten Einflüsse nach Ausschaltung der Stimmritzerweiterer ebenso leicht, wie nach Durchschneidung der beiden *N. recurrentes* ersticken. Ja ich habe selbst solche Fälle gesehen, wo schon eine einseitige Entfernung des Stimmritzerweiterers zur Erstickung geführt hat. Der sinkende intrapulmonale Druck hat nicht allein das Stimmband der operirten Seite, sondern auch jenes mit seinem intacten Abductor angesaugt und die Glottis zum Verschlusse gebracht.

In diesem Kampfe zwischen intrapulmonalem Druck und activer Stimmbandbewegung widerspiegelt sich ein eigenthümliches, synergisches Verhältniss zwischen den Inspirationsmuskeln, insbesondere dem Zwerchfelle einerseits, und dem *M. cricoarytaenoideus posticus* andererseits.

Obgleich beide Muskeln der Inspiration dienen, erfolgt durch das Zwerchfell eine Adduction der Stimmbänder, welcher durch die *M. postici* entgegengewirkt wird. Dieser Aufgabe werden die Abductoren selbstverständlich um so leichter und erfolgreicher entsprechen, je weniger Widerstand ihnen in diesem Momente die Adductoren entgegensetzen.

Eine Störung des Gleichgewichtes dieser wechselseitigen Beziehungen zu Ungunsten der Stimmritzerweiterer ist immer mit einer Erstickungsgefahr verbunden und dürfte wohl in vielen Fällen die Ursache für die perversen Athembewegungen abgeben.

Nachdem wir nun die Annahme, dass die Auswärtsbewegungen der Stimmbänder bei unseren Versuchen ausschliesslich oder auch nur hauptsächlich durch das functionelle Spiel des *M. cricothyreoideus* bedingt sein könnten, als widerlegt betrachten konnten, haben wir nun die Möglichkeit in Erwägung gezogen, dass es sich hier um den Einfluss von gewissen äusseren Kehlkopfmuskeln, oder von jenen Pharynxconstrictoren handle, welche sich an den hinteren Rändern des Schildknorpels inseriren.

Der Prüfung dieser Annahme galt unsere

VI. Versuchsreihe.

Haben die äusseren Kehlkopfmuskeln und gewisse Pharynxconstrictoren auf die bei totaler Lähmung der *M. postici* noch fortbestehende Auswärtsbewegung der Stimmbänder einen Einfluss?

Aus dieser Gruppe ist folgender Versuch entnommen:

Versuch.

Mittelgrosser Hund. 25. Januar 1898. Es wurden vorerst sämtliche äussere Halsmuskeln, welche zum Kehlkopf oder von da zum Zungenbein ziehen, doppelt unterbunden und abgetragen. Erst nach diesem Eingriffe erfolgte die Abtragung der beiden *M. postici* nach unserer Methode und die sofortige Wiedervereinigung der Luftröhre.

Hierauf wurden die *N. laryngei sup.* durchschnitten, die beiden *M. cricothyreoidei* quer durchtrennt.

Endlich haben wir auch die am Kehlkopf sich inserirenden *M. constrictores pharyngis* auf beiden Seiten vom Schildknorpel abgetrennt. Resultat: Mit jeder Inspiration sieht man noch immer — wenn auch vielleicht etwas schwächer — ein synchrones Auseinandergehen der Stimmbänder, und mit jeder Expiration eine Annäherung derselben. Nun wurde der Kehlkopf vom Zungenbeine ganz abgetrennt, von allen seinen etwa noch bestehenden Verbindungen mit der vorderen Wand des Oesophagus losgelöst, und am Halse nach aussen gezogen. Es bestand somit einzig und allein nur noch die Verbindung mit der Trachea. Dass bei diesen vielfachen Eingriffen die *N. recurrentes* unversehrt bleiben müssen, versteht sich von selbst.

Es zeigte sich nun bei der Beobachtung des bis auf die Luftröhre von allen seinen Verbindungen losgelösten Kehlkopfes, den man wie ein anatomisches Präparat aus der Halswunde emporheben konnte, dass die In- und Expirationsbewegungen, wenn auch in eingeschränktem Grade, fortbestehen.

Verursacht man dem Thiere, etwa durch starke elektrische Reizung der Bauchdecke einen Schmerz, dann werden auch noch in diesem Stadium die Ein- und Auswärtsbewegungen der Stimmbänder so lebhaft fortgesetzt, dass man von einer Einschränkung kaum mehr etwas merkt. Sie gehen mit jeder Inspiration weit auseinander und werden in der Phase der Expiration resp. Phonation (das Thier gibt nämlich Schmerzenslaute von sich), vollständig geschlossen.

Auf Grund dieses Versuchsergebnisses war also die Annahme, dass die zu prüfenden Stimmbandbewegungen etwa durch den Einfluss der äusseren Kehlkopfmuskeln oder einzelner Pharynxconstrictoren bedingt sein könnten, mit aller Bestimmtheit auszuschliessen.

Durch dieses negative Resultat ist aber das Gebiet der Möglichkeiten in hohem Grade eingeschränkt worden.

Wenn die Inspirationsbewegungen der Stimmbänder nach Ausschaltung der *M. postici* weder durch den Einfluss des *M. cricothyreoideus*, noch aber durch den, der äusseren Kehlkopfmuskeln und der *Pharynxconstrictoren* bedingt sind, so können sie selbstverständlich nur durch Vorgänge hervorgerufen worden sein, welche sich in den noch übriggebliebenen, vom *N. recurrens* innervierten Muskeln abspielen.

Die Contractionen dieser Muskeln werden aber zu einer Erweiterung der Stimmritze sicherlich nicht beitragen. Da es sich um lauter Adductoren handelt, so können sie durch ihr functionelles Eingreifen ein Auseinandergehen der Stimmbänder wohl verhindern, aber nicht fördern. Zu einer Erweiterung der Stimmritze kann demnach diese Muskelgruppe nur dann beitragen, wenn sie ihre Function einstellt. Je vollständiger dies geschieht, um so ausgiebiger wird auch der abducirende Effect sein.

Es bleibt also für die Inspirationsbewegungen der Stimmbänder nach totaler Lahmlegung der Abductoren wohl kaum noch eine andere Deutung übrig, als dass bei der Athmungsinnervation im Stadium der Inspiration zum Kehlkopfe Impulse abgegeben werden, welche nicht allein den Muskeltonus der Stimmritzenenerweiterer erhöhen, sondern gleichzeitig auch den der Adductoren herabsetzen. Ich sage, es bleibt kaum eine andere Deutung übrig, denn für ausgeschlossen kann ich es nicht halten, dass eine complicirte Combination von Herabsetzung und wohl auch Steigerung des Tonus in einzelnen Faserbündeln der vom „Adductorenast“ des *N. recurrens* versorgten Muskeln jene Abductionsbewegungen hervorruft.

Als meine bisher geschilderten Versuche bereits dem Abschlusse nahten, erschien von Grabower eine Arbeit¹⁾, in welcher unter Anderem auch über Versuche, bei denen die *M. postici* abgetragen wurden, berichtet wird. Das Erscheinen dieser Publication veranlasste mich, schon in der nächsten, in wenigen Tagen darauf folgenden Sitzung des Physiologischen Clubs zu Wien über die Ergebnisse meiner Versuche eine vorläufige Mittheilung zu machen und einige

1) Grabower, Zur Medianstellung des Stimmbandes. Arch. f. Laryngol. und Rhinologie Bd. 7 Heft 1 S. 128.

meiner bereits mehrere Monate in Beobachtung gestandenen Versuchsthiere zu demonstrieren¹⁾).

Ich habe bei dieser Gelegenheit hervorgehoben, dass Grabower auf Grund seiner Versuche zu ganz anderen Resultaten gelangt ist als ich, und dass ich die auffallende Verschiedenheit zwischen seinen und meinen Versuchsergebnissen aufzuklären ausser Stande bin.

In einer im Centralbl. f. Phys. Bd. 11 Nr. 19 1897, S. 588 erschienenen kurzen Entgegnung von Grabower wird diese Differenz unserer Resultate von ihm selbst präcisirt, indem er sagte: „dass nach doppelseitiger Posticusdurchschneidung in allen meinen Versuchen nach kürzerer oder längerer Zeit — und zwar in einigen Fällen sofort, in anderen nach Verlauf von vier Stunden — eine vollkommene Medianstellung der Stimmbänder eintrat, welche in zwei Fällen durch die hierdurch entstandene Dyspnoe schnellstens den Tod der Thiere herbeiführte“.

Das lautet also zweifellos grundverschieden von dem, was ich am 9. November 1897 dem Physiologischen Club mitgetheilt und auch in dem gegenwärtigen Berichte behauptet habe. Grabower gibt der Vermuthung Ausdruck, dass ich zu den abweichenden Ergebnissen dadurch gelangt sein dürfte, weil ich den Posticus nicht gründlich abgetragen habe. Ich zweifle sehr, dass er diesen Gedanken auch noch heute, nach der ausführlichen Schilderung meiner Versuchsanordnung, meiner Vorsicht beim operativen Eingriff und der stets nachfolgenden Obduction, aufrecht hält.

Für die Correctheit der Ausführung der intendirten Operation kann ich aber noch eine weitere Garantie durch die Mittheilung bieten, dass fast sämtliche Kehlköpfe meiner Versuchsthiere, allerdings zu einem anderen, bei einer nächsten Gelegenheit zu erörternden Zwecke, nachträglich in Serienschnitte zerlegt wurden und ich somit nicht allein über eine anatomische, sondern auch über eine mikroskopische Controle verfüge.

Die Publication von Grabower gab mir auch die Anregung, dass ich abermals zur ursprünglichen Methode zurückkehrte und einige Versuche bei erhaltener Trachea in derselben Weise ausführte, wie Grabower. Ich that dies, indem ich von der allerdings von vornherein unwahrscheinlichen Voraussetzung ausging, dass

1) Grossmann, Centralbl. für Physiologie vom 13. Nov. 1897.

die Differenz im Ergebnisse durch die Verschiedenheit der Versuchsanordnung bedingt sein könnte.

Das Resultat blieb aber dasselbe, wie bei allen meinen anderen Versuchen.

In der Verschiedenheit der Operationsmethode konnte demnach die Differenz der Ergebnisse nicht gelegen sein.

Ich bin also auch heute nicht in der Lage, eine diesbezügliche Aufklärung zu geben, und verzichte darauf, mich hier in Vermuthungen einzulassen.

Auch auf jene Schlussfolgerungen, welche Grabower aus seinen Versuchen zu Gunsten der von mir angegriffenen Lehre von der primären Posticuslähmung ableitet, will ich hier nicht eingehen. Ich werde aus meinen hier mitgetheilten Versuchsergebnissen die klinischen Consequenzen an einer anderen Stelle ziehen, und da wird sich auch die passende Gelegenheit ergeben, darauf zurückzukommen.

Hier will ich nur noch betonen, dass ich nach fortgesetzten zahlreichen Versuchen alle meine Angaben, die ich dem Physiologischen Club zu Wien am 9. November 1897 gemacht habe, auch heute vollinhaltlich aufrecht halte, und dass ich auch zur Stunde Folgendes behaupte:

1. Nach Abtragung beider *M. postici* setzen beide Stimmbänder mit jeder Ein- und Ausathmung ihre rhythmischen Aus- und Einwärtsbewegungen fort.

Die Excursionen können graduelle Unterschiede zeigen, die Beweglichkeit der Stimmbänder dauert aber auch noch nach mehreren Monaten — wir hatten unsere Beobachtungsdauer bis zu 4 Monaten ausgedehnt — unverändert fort.

2. Weder nach der einseitigen, noch nach der doppelseitigen Ausschaltung der Stimmritzenweiterer bleibt das correspondirende Stimmband je in irgend einer Position fixirt. Eine solche Unbeweglichkeit tritt auch nach Wochen und Monaten nicht auf, die In- und Expirationsbewegungen werden im Gegentheil ganz unverändert fortgesetzt.

3. Die Auswärtsbewegungen der Stimmbänder nach Ausschaltung der Oeffner werden durch Impulse bedingt, welche vom Athmungscentrum im Momente der Inspiration zum Kehlkopfe gelangen und nicht nur die

Steigerung, sondern theilweise auch die Herabsetzung des Tonus einzelner Muskeln oder Faserbündeln zur Folge haben.

Die Aufgabe, die wir uns gestellt haben, war mit der Untersuchung der Folgezustände einer isolirten Lähmung der Stimmritzen-erweiterer noch nicht erschöpft. Es erschien uns von klinischem, wie physiologischem Standpunkte von Wichtigkeit, auch noch jene Zustände experimentel zu prüfen, welche nach Ausschaltung anderer Muskeln oder Muskelgruppen des Kehlkopfes auftreten.

Die von uns getroffene Versuchsanordnung hat unser Vorhaben wesentlich gefördert.

Wir prüften nun zunächst den Effect, den eine Durchtrennung des Adductorenastes des N. recurrens zur Folge hat.

Nachdem die beiden Endverzweigungen des Recurrensstammes sorgfältig präparirt und bezüglich ihrer Function in der bereits geschilderten Weise auch elektrisch geprüft worden sind, wurde der für die Adductoren bestimmte Ast durchschnitten und, um eine Wiederverwachsung zu verhindern, auch zum Theile resecirt.

War der Eingriff correct durchgeführt, dann durfte auf Reizung des Recurrensstammes derselben Seite nur mehr Abduction auftreten.

Unter diesen Umständen hat also die der Operation nachfolgende Reizung des Nervenstammes eine weit verlässlichere Auskunft gegeben, ob der beabsichtigte operative Eingriff exact durchgeführt wurde, als in jenen Fällen, wo es sich um eine Durchschneidung des Abductorenastes handelte. Erfolgte auch hier eine constante Adduction, so war noch lange nicht bewiesen, dass der Posticusast ausser Function gesetzt wurde, denn auch die Reizung eines intacten N. recurrens löst ja fast ausnahmslos Adduction aus.

Auch bei diesen Versuchen haben wir die Erfahrung gemacht, dass in einzelnen Fällen der Nerv, den wir zweifellos durchschnitten, und von dem wir auch ein Stück resecirt hatten, im Verlaufe der Zeit wieder verwachsen ist.

VII. Versuchsreihe.

Der Adductorenast des einen N. recurrens durchschnitten.

Versuch.

Am 6. Januar 1898 haben wir einem grossen schwarzen Hunde den Adductorenast (siehe Figur) des linken N. recurrens durch-

schnitten. Auf der operirten Seite bleibt demnach bloss der *M. posticus* und der *M. cricothyreoideus* in Function. — Bei der Inspiration gehen beide Stimmbänder prompt aus einander.

Bei der Phonation schliessen die Stimmbänder so vollkommen, dass von einem Ausfall kaum etwas zu merken ist. Die Stimme etwas heiser.

Die Untersuchung am 18. und 24. Januar, sowie am 6. Februar ergab denselben Befund.

Am 20. Februar. Bei ruhiger Phonation merkt man, dass das linke Stimmband, namentlich in seinem hinteren Abschnitt etwas zurückbleibt. Stimme etwas heiser. Wenn das Thier Schmerz äussert und etwas energischer phonirt, ist von einer Beeinträchtigung der Stimme kaum etwas zu merken. Auffallend sind die atactischen, zitternden Bewegungen beider Stimmbänder.

Das Thier wird dem Laryngologischen Club demonstrirt.

Am 8. März. Bei der Inspiration gehen beide Stimmbänder weit aus einander. Bei der Expiration nähern sich beide Stimmbänder, nur in der Gegend der Glottis respiratoria bleibt ein schmaler Spalt offen. Der linke Aryknorpel erreicht nicht vollständig die Mittellinie. Wenn das Thier schreit, verschwindet diese Spalte, und es erfolgt vollständiger Verschluss. Mässige Heiserkeit.

25. März. Im ersten Augenblicke findet man in der Adduction zwischen rechts und links kaum einen Unterschied. Erst bei längerer und genauerer Beobachtung sieht man, dass links der hintere Abschnitt des Stimmbandes etwas weniger adducirt wird. Mässige Heiserkeit. Atactische Bewegungen beiderseits.

Am 8. April wurde das Thier nach mehr als dreimonatlicher Beobachtungsdauer getödtet. Section: keine Diastase, man merkt kaum die Stelle, an welcher die Luftröhre durchschnitten wurde. Beide *M. postici* elektrisch erregbar. Durch Reizung des linken *N. recurrens* sind nur Abductionen auszulösen.

VIII. Versuchsreihe.

Der Adductorenast der *N. recurrens* beiderseits durchschnitten.

Versuch.

Am 18. Februar 1898 wurde einem mittelgrossen Hunde der Adductorenast der *N. recurrens* bilateral durchschnitten.

Es sind also in diesem Falle nur die *M. cricothyreoidei* und die *M. cricoarytaeonidei postici* in functionsfähigem Zustande belassen.

Hochgradige Heiserkeit.

Bei der Phonation nähern sich beide Stimmbänder, aber sie schliessen nicht vollständig. Bei Schmerzensäusserungen werden die Stimmbänder weit mehr adducirt. Atactische Bewegungen.

22. Februar. Hochgradige Heiserkeit. Die Stimmbänder werden bei jeder Phonation adducirt, nur bleibt eine beträchtliche Spalte offen. Bei Schmerzensäusserungen wird diese bis auf 2 M. verengt. Atactische Bewegungen. Bei

der Inspiration bewegt sich erst das rechte und erst später das linke Stimmband nach aussen. Am 8., 23. und 27. März derselbe Befund. Section: Auf Reizung der beiden N. recurrentes erfolgt nur Abduction.

Ehe wir die Ergebnisse dieser Versuche einer Erörterung unterziehen, wollen wir vorerst noch über weitere Experimente berichten, bei denen wir die gleichzeitige Ausschaltung einzelner Muskeln und Muskelgruppen noch verschiedenartig combinirt haben. Hierher gehört zunächst die

IX. Versuchsreihe.

Der Posticusast und der N. laryngeus superior bilateral durchschnitten.

Wir wollen aus dieser, sechs Versuche umfassenden Gruppe einige Beispiele kurz schildern.

Versuch.

Am 15. März 1898 wurden einem kleinen Hunde der motorische Ast des N. laryngeus superior und der Posticusast des N. laryngeus inferior beiderseits durchschnitten und die beiden Stimmritzenarterien überdies noch abgetragen. Es blieben somit bloss die vom Adductorenaste des N. recurrens innervirten Muskeln — d. i. der Stimmbandmuskel, der M. cricoarytaenoidens lateralis und der M. interarytaenoidens — erhalten.

Es erfolgt ein vollständiger Verschluss der Stimmbänder im Momente der Phonation bis auf eine kleine Spalte, die in Form eines Dreieckes am hintersten Glottisabschnitte offen bleibt. Bei der Inspiration sieht man ein ausgiebiges Oeffnen der Stimmritze, wobei sie eine scharf ausgesprochene Rantenform zeigt.

Das Thier fast total aphonisch.

Versuch.

Am 29. März 1898 wurde einem grossen braunen Hunde der Posticusast beiderseits durchschnitten.

Bei der Phonation vollständiger Verschluss, bei der Inspiration ziemlich ausgiebige Answärtbewegungen. Stimme etwas heiser.

Es erfolgte nun die Durchschneidung des motorischen Astes beider N. laryngei superiores.

Bei der Inspiration gehen die Stimmbänder weit mehr aus einander, als bei noch erhaltenen N. laryngei super. Sie bilden jetzt eine Rantenform, während sie zuvor auch noch während der Einathmung geradlinig verlaufen sind.

Bei der Phonation erfolgt vollständiger Verschluss bis auf eine kleine klaffende Stelle im hinteren Stimmritzenabschnitte. Hochgradig heisere, fast aphonische Stimme.

Versuch.

Am 22. April 1898 haben wir einem mittelgrossen Mops zuerst dem motorischen Ast des N. laryngeus sup. beiderseits durchschnitten. (Die Anwesenheit des N. laryngeus medius wurde in diesen Versuchen nicht geprüft.)

Bei der Phonation schliessen die schlaffen Stimmbänder vollständig, und es macht den Eindruck, als wenn sie an einander kleben würden.

Nur in dem hinteren Abschnitte bleibt der Verschluss ein mangelhafter. Stimme fast total aphonisch.

Nun wurden die beiden Posticusäste des Recurrens durchschnitten. Die Erscheinungen während der Phonation haben sich nicht im mindesten geändert. Bei der Inspiration muss man das vorausgegangene Bild des früheren Stadiums genau in Erinnerung haben, um eine Einschränkung der Auswärtsbewegungen überhaupt zu merken. Die Stimmbänder bilden hierbei die Rautenform. Hochgradige, an Aphonie grenzende Heiserkeit.

Die soeben geschilderten Versuche bilden eigentlich nur eine Wiederholung der in der V. Versuchsreihe bereits angeführten Experimente und liefern einen weiteren Beitrag für die Richtigkeit unserer Angabe, dass die Auswärtsbewegungen der Stimmbänder nach Ausschaltung der Abductoren nicht als ein Folgezustand der Functionspause des *M. cricothyreoideus* aufzufassen sei, denn diese Bewegungen hören nach der Lähmung dieses Muskels nicht nur nicht auf, sondern nehmen im Gegentheil an Umfang zu.

X. Versuchsreihe.

Der Adductorenast des *N. recurrens* und der motorische Ast des *N. laryngeus superior* derselben Seite durchschnitten.

Versuch.

Am 4. März 1898 haben wir einem kleinen schwarzgelben Hunde links den Adductorenast des *N. recurrens* und den motorischen Ast des *N. laryngeus superior* derselben Seite durchschnitten. Auf der operirten Kehlkopfhälfte blieb also bloss der Stimmritzenweiterer erhalten. Auch hier wurde auf einen etwa vorkommenden *N. laryngeus med.* keine Rücksicht genommen.

Auffallend war der Befund, dass für eine gewisse Zeit bloss das rechte Stimmband in Bewegung war, während das linke fast unbeweglich stille stand. Nur hier und da wurde auch das linke Stimmband im Momente einer Inspiration ziemlich energisch nach aussen bewegt, um dann wieder in einer winkelligen Stellung ganz unbeweglich zu verharren.

Bei der Phonation blieb eine weite links von einem winkelig verlaufenden Stimmbande begrenzte Spalte offen. (Im Gegensatz zu jenen Fällen, bei denen bloss der Adductorenast durchschnitten wurde und der *M. cricothyreoideus* derselben Seite intact blieb. Da steht das, wenn auch nicht maximal adducirte Stimmband der operirten Seite immer geradlinig.)

Atactische Bewegungen an beiden Stimmbändern. Die Stimme vibrirend von eigenthümlicher, schwer definirbarer Klangfarbe.

Am 8. und 25. März derselbe Befund.

Am 12. April. An beiden Stimmbändern ein hochgradiges Zittern. Sie scheinen beide zu schlottern, haben ein succulentos Aussehen, und es fällt schwer, zwischen rechts und links einen Unterschied zu finden. Stimmbildung hochgradig gestört.

Am 26. April wurde das Thier nach nahezu achtwöchentlicher Beobachtungsdauer getödtet, und durch die Section wurde nachgewiesen, dass die intendirte Operation correct durchgeführt war.

XI. Versuchsreihe.

Auf der einen Seite der Stimmrizenerweiterer ausgeschaltet, auf der anderen Seite der N. recurrens durchschnitten.

Versuch.

Am 29. September 1897 haben wir einem mittelgrossen weissen Rattler rechts den Abductorenast des N. recurrens durchschnitten und den M. posticus derselben Seite abgetragen. Links wurde der Recurrenstamm durchschnitten.

Das rechte Stimmband macht mit jeder Inspiration ausgiebige Auswärtsbewegungen. Das linke Stimmband steht ganz unbeweglich in hochgradiger Adductionsstellung. Das Thier ist etwas heiser und mässig dyspnoisch.

1. October. Das Thier hat hochgradig Athembeschwerden, und es ist zu besorgen, dass es plötzlich erstickt.

Am 5. und 9. October. Fortbestand der hochgradigen Athembeschwerden und der Stenosengeräusche. Rechts macht das Stimmband trotz der hochgradigen Dyspnoe und des dadurch bedingten tief sinkenden intrapulmonalen Druckes deutliche Inspirationsbewegungen. Links Medianstellung.

22. October. Das rechte Stimmband wird mit jeder Inspiration abducirt. Das linke Stimmband steht unbeweglich in hochgradiger Adductionsstellung. Starke Dyspnoe.

Am 1. November wurde vom Herrn Prof. S. Exner folgender Befund aufgenommen: „Das rechte Stimmband geht bei jeder Inspiration nach aussen. Das linke Stimmband steht unbeweglich in hochgradiger Adductionsstellung. — Starke Athembeschwerden und Stenosengeräusche.“

Am 21. November nach nahezu zweimonatlicher Beobachtung bestehen dieselben Erscheinungen unverändert fort. Die correcte Durchführung der Operation wurde durch die Section bestätigt. —

Wir wollen nur kurz bemerken, dass man nach Ausschaltung der beiden Mm. postici so hochgradige Athembeschwerden und Stenosengeräusche wie in diesem Falle, zum mindesten bei schon ausgewachsenen Thieren wohl nur äusserst selten zu beobachten die

Gelegenheit hat. In diesem Versuche war aber auf der einen Seite statt einer isolirten Posticuslähmung eine totale Recurrensparalyse. Man hätte also erwarten dürfen, dass hier die Athmung nicht schlechter, sondern freier werde, da doch das Stimmband im Sinne der herrschenden Lehre in Folge von Durchschneidung des Recurrensstammes in Cadaverstellung stehen sollte und die Stimmritze nicht enger, sondern dementsprechend weiter sein müsste.

An Ergebnissen, welche sich aus unseren bisher geschilderten Versuchen ableiten lassen, wollen wir, abgesehen von den bereits oben festgestellten Thatsachen nur noch einzelne Momente hervorheben.

Wir haben gesehen, dass gleichwie eine Abduction der Stimmbänder nach totaler Ausschaltung der Stimmritzenweiterer mit einer kaum erwarteten Regelmässigkeit und Ausgiebigkeit mit jeder Inspiration noch fortgesetzt wird, auch die Annäherung der Stimmbänder durch die Paralyse der vom N. recurrens innervirten Adductoren nicht sistirt wird.

Es ergibt sich daraus, dass eine isolirte Lähmung der Schliesser in Folge der fortbestehenden Function, also aus denselben Gründen, wie eine isolirte Posticuslähmung, nur schwer zu diagnosticiren ist.

Bei der Lähmung der Stimmritzenweiterer bietet die einseitige Erkrankung, wie wir bereits hervorgehoben haben, gewisse, aus dem Vergleiche mit der gesunden Seite sich ergebende Anhaltspunkte für die richtige Beurtheilung des Zustandes. Bei der Lähmung der Adductoren hingegen, ist es die doppelseitige Erkrankung, welche die Eignung besitzt, uns auf die richtige Fährte zu bringen.

Die unilaterale Adductorenlähmung kann durch eine mässige Anstrengung bei der Phonation leicht maskirt werden, bei der bilateralen Erkrankung wird ein weites Klaffen der Glottis und eine hochgradige Heiserkeit nie fehlen.

Ob die Fortdauer der Einwärtsbewegungen der Stimmbänder nach totaler Paralyse aller vom N. recurrens versorgten Adductoren auf einen analogen Innervationsvorgang zurückzuführen sei, wie die Auswärtsbewegung bei der Posticuslähmung, erscheint sehr fraglich.

Die Verhältnisse stehen bei der Adductorenlähmung insofern anders, als noch die Function des M. cricothyreoideus in Betracht

kommt, welche ausser der Extension auch noch in einer Adduction des Stimmbandes zum Ausdrucke gelangt.

Der Umstand, dass nach gleichzeitiger Ausschaltung auch des *M. cricothyreoideus* eine weitere Adduction, die nicht durch den wechselnden Tonus des Stimmritzenweiterers ihre volle Erklärung fände, kaum mehr auftritt, spricht gerade nicht zu Gunsten der Annahme, dass sich hier analoge Innervationsimpulse geltend machen, wie bei der *Posticus*-Lähmung.

Wenn wir den einen oder den anderen Muskel aus dem sphincter-artig angeordneten Muskelring des Kehlkopfes ausschalten, wird der, durch die functionelle Wechselwirkung beeinflusste Tonus der einzelnen Muskeln aus seiner normalen Gleichgewichtslage gebracht.

Die atactischen, zitternden Stimmbandbewegungen betrachten wir als den Ausdruck einer solchen Gleichgewichtsstörung.

Diese Erscheinungen können schon bei der Ausschaltung eines einzelnen Kehlkopfmuskels und zwar nicht allein an der operirten, sondern hier und da auch an der gesunden Seite beobachtet werden.

Je grösser die Zahl der ausgeschalteten Muskeln, um so intensiver werden diese unregelmässigen, zitternden Bewegungen in die Erscheinung treten, und es wird sich eine auffallende Unsicherheit auch in der Function der noch erhaltenen Muskeln äussern.

Für die normale Stimmbildung ist die unversehrte Erhaltung sämtlicher vom *N. recurrens* versorgten Adductoren für sich allein nicht genügend. Wir haben gesehen, dass bei Erhaltung des *Adductorenastes*, trotzdem die Stimmbänder bei jeder Phonation sich vollständig berühren, und trotzdem ihre Motilität sicherlich nicht gelitten, sondern eher zugenommen hat (wie das Auseinanderkleben bei der Expiration und das ausgiebige Auseinandergehen bei der Inspiration deutlich zeigt), dennoch eine hochgradige Heiserkeit, die sich bis zur Aphonie steigern kann, besteht, wenn der *M. cricothyreoideus* ausgeschaltet ist und das Stimmband dem zu Folge nicht gespannt wird.

Es ist klar, dass auf die Freiheit der Athmung nur die Ausschaltung der *M. cricoarytaenoidei postici* und die totale *Recurrens*-Lähmung einen Einfluss nehmen können.

Nicht allein der einseitige, sondern auch der bilaterale Process kann in beiden Fällen fast spurlos bestehen, wenn sich das Thier ganz ruhig verhält. In dem einen wie in dem anderen Falle werden aber sofort Athembeschwerden und Stenosengeräusche auftreten, sowie sich das Thier anstrengt oder aufregt.

Dieser Scenenwechsel ist nicht nur bei der doppelseitigen Erkrankung, sondern schon bei der unilateralen Lähmung mehr oder weniger ausgesprochen.

Die Glottisweite bei isolirter Posticuslähmung einerseits und bei Recurrensparalyse andererseits lässt sich schon deshalb nicht so ohne Weiteres mit einander vergleichen, weil sie im ersteren Falle in Folge der fortbestehenden Beweglichkeit Gestalt und Umfang fortwährend wechselt. Wenn wir aber jene Ruhelage der Stimmbänder, welche im Momente vor der Einathmung besteht, zum Vergleiche nehmen, dann lässt sich wohl mit aller Bestimmtheit sagen, dass die Glottis durch die Beseitigung der Stimmritzen-erweiterer nie so hochgradig eingeengt wird, als durch die Paralyse des N. recurrens. Von dem normalen Zustande bis zur isolirten Posticuslähmung und von da bis zur Recurrensparalyse wird die Glottis in fortlaufender und deutlich wahrnehmbarer Steigerung eingeengt. Und so bildet in einem und demselben Falle die doppelseitige Lähmung des N. recurrens ein unvergleichlich grösseres Athmungshindernis als die bilaterale, isolirte Posticuslähmung.

Wir haben die Erscheinungen, welche uns unser reiches Beobachtungsmaterial während einer mehr als ein Jahr umfassenden Beobachtungsdauer geboten hat, nur in groben Umrissen geschildert. Wir zweifeln nicht daran, dass eine fortgesetzte genaue Beobachtung der hier gezeichneten Bilder noch weitere wichtige Einzelheiten festzustellen und der klinischen Diagnostik wie dem physiologischen Verständnisse noch werthvolle Anhaltspunkte zu gewinnen in der Lage sein wird.





Fig. 4.



Fig. 5.

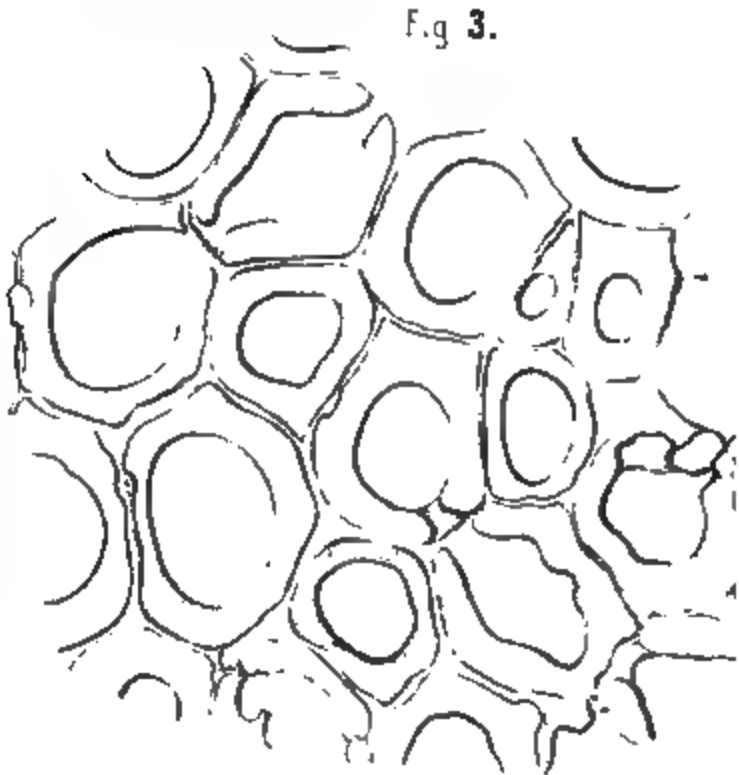


Fig. 3.



Fig. 2.



Fig. 6.

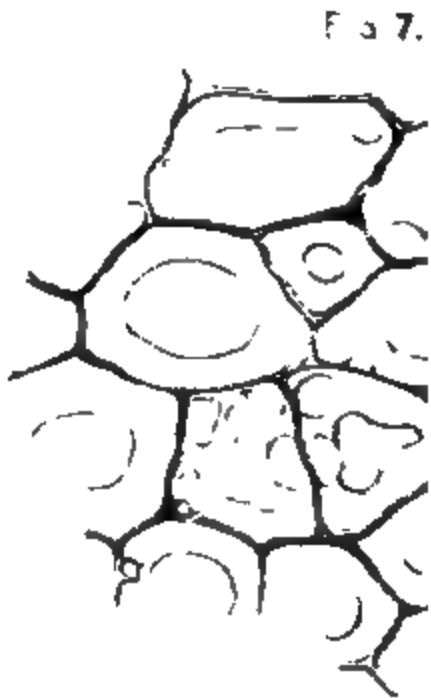


Fig. 7.

Fig. 8.

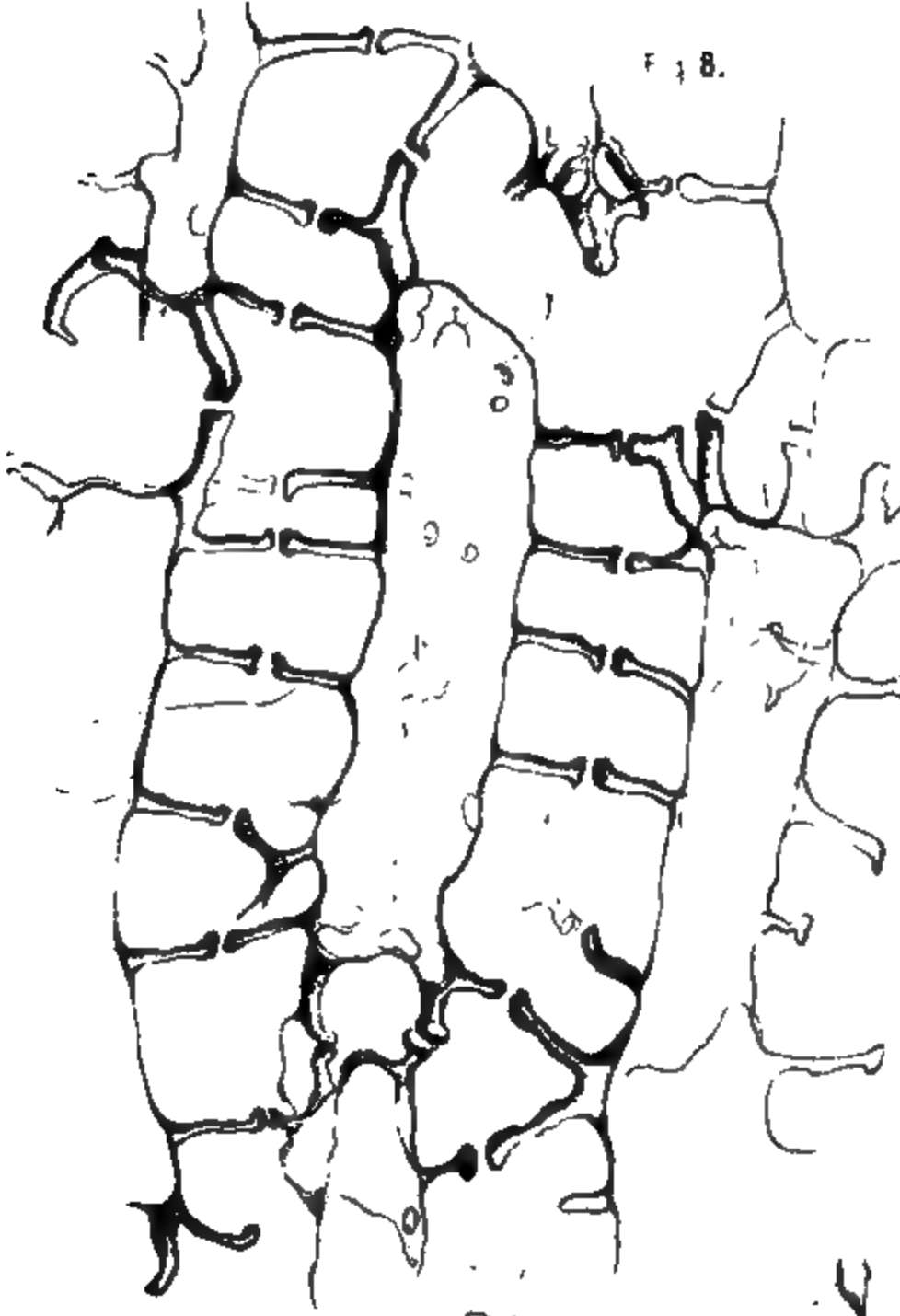


Fig. 9

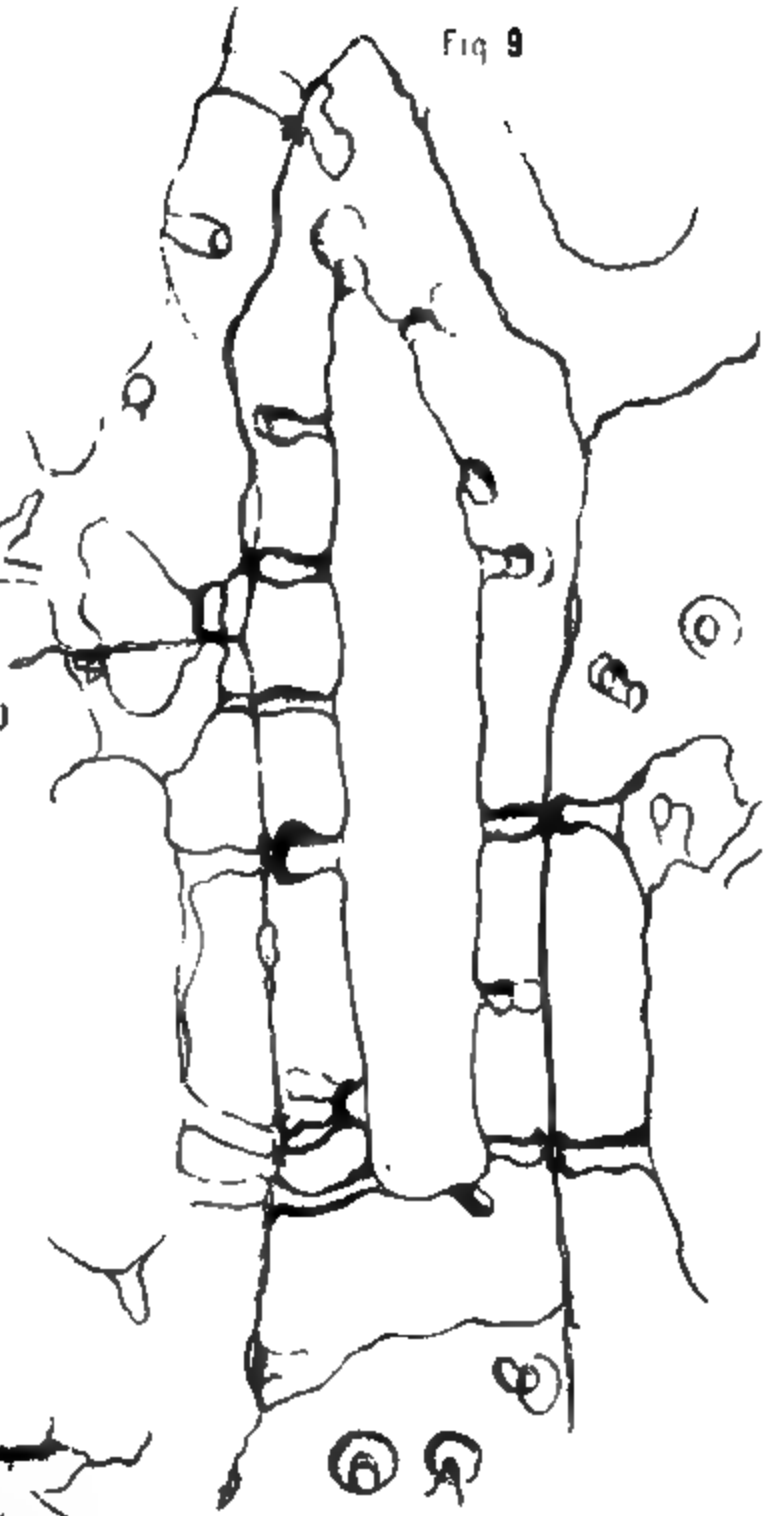


Fig. 10.

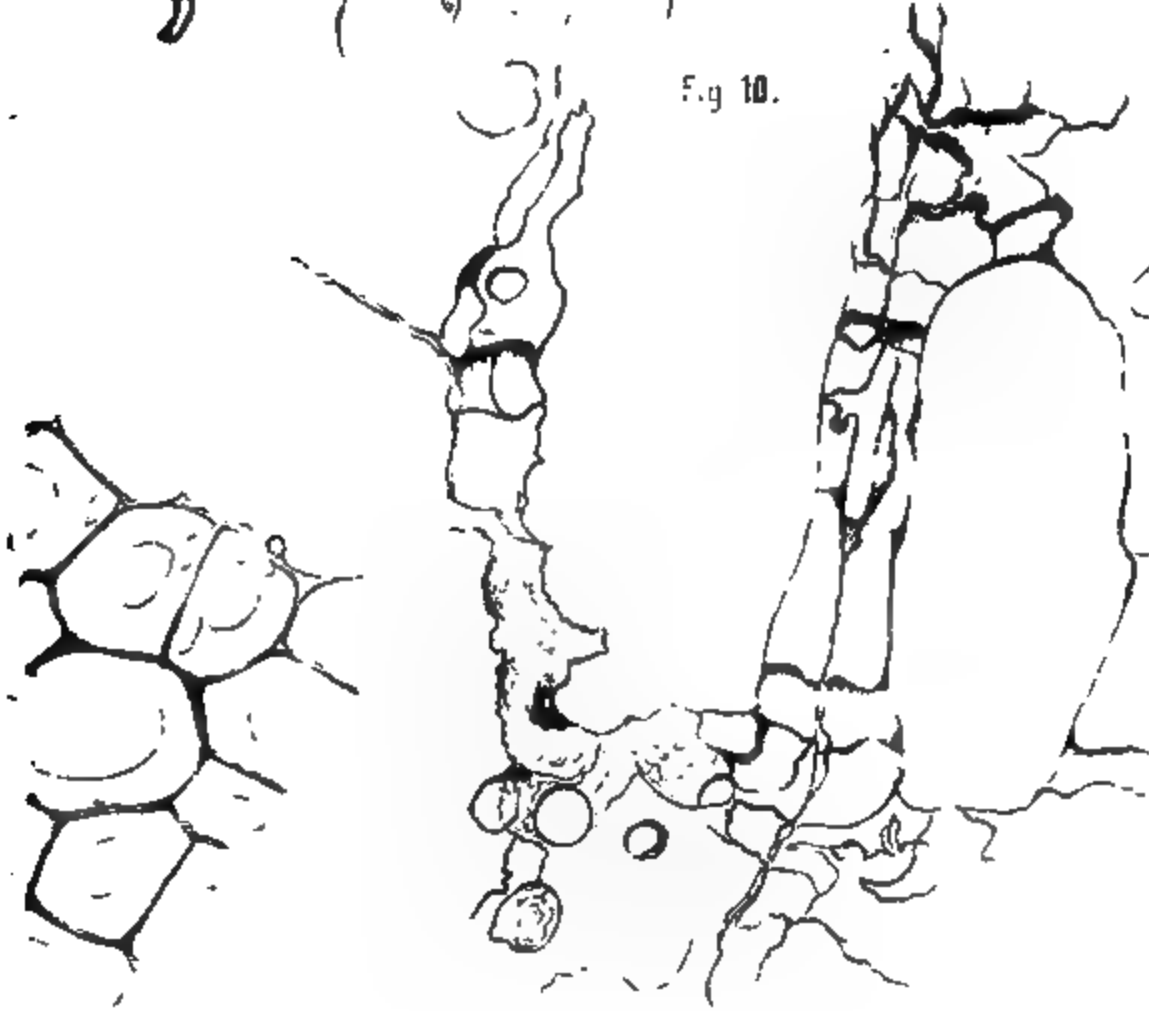
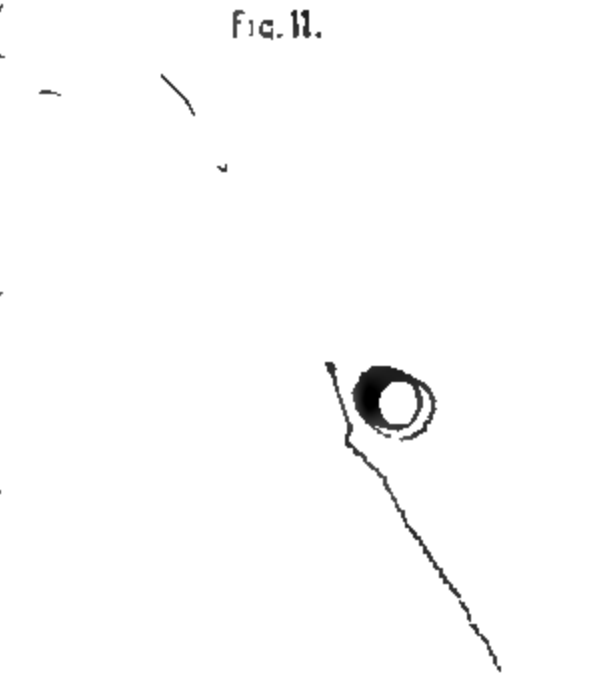


Fig. 11.



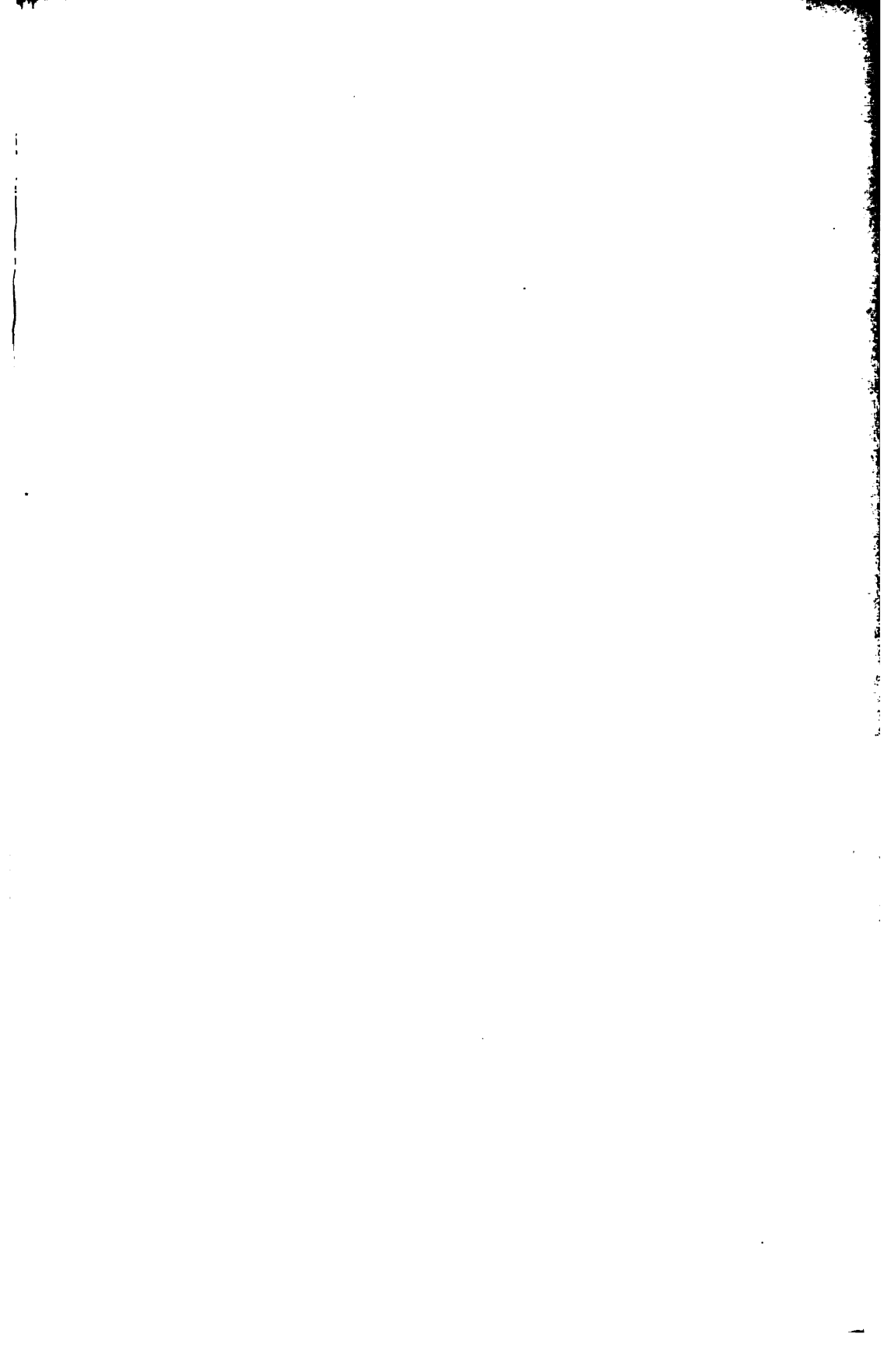


Fig. 12.

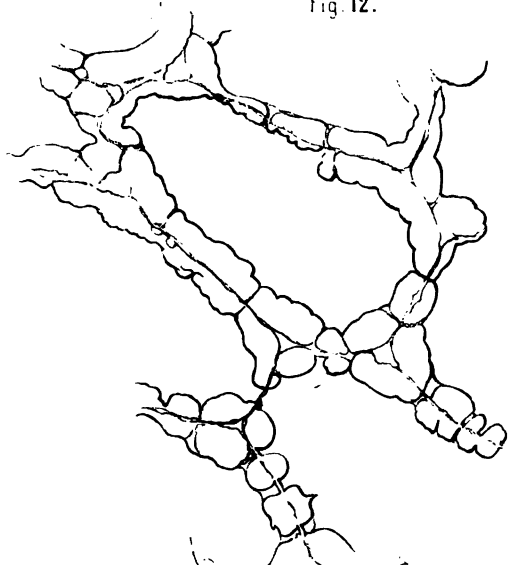


Fig. 13.

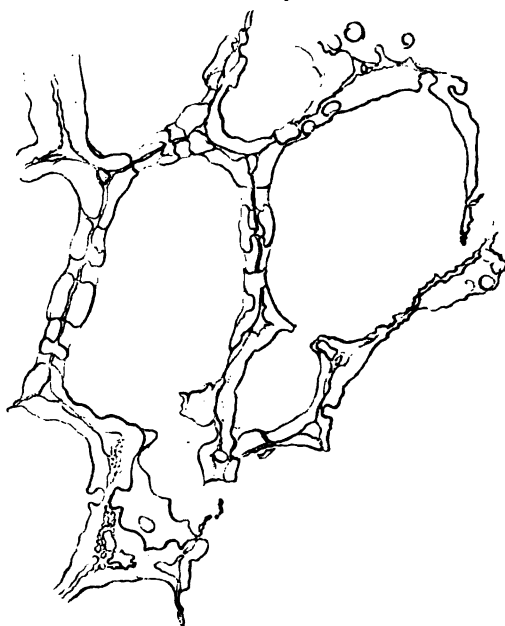


Fig. 14.

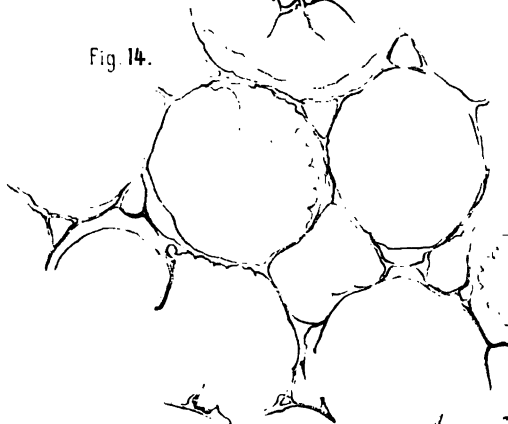


Fig. 15.

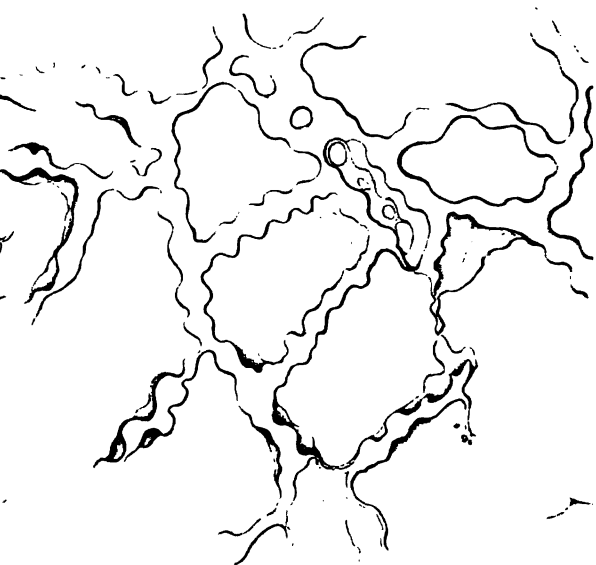


Fig. 16.

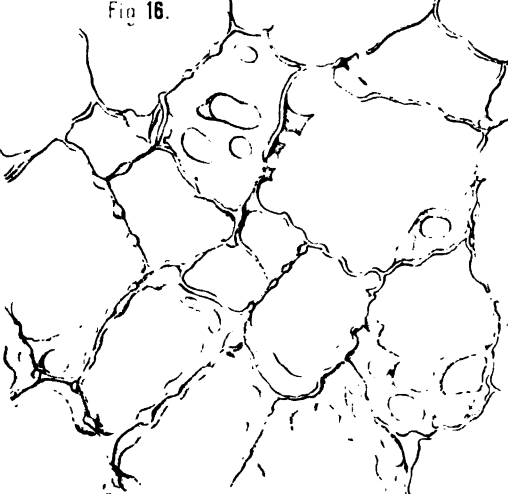


Fig 17

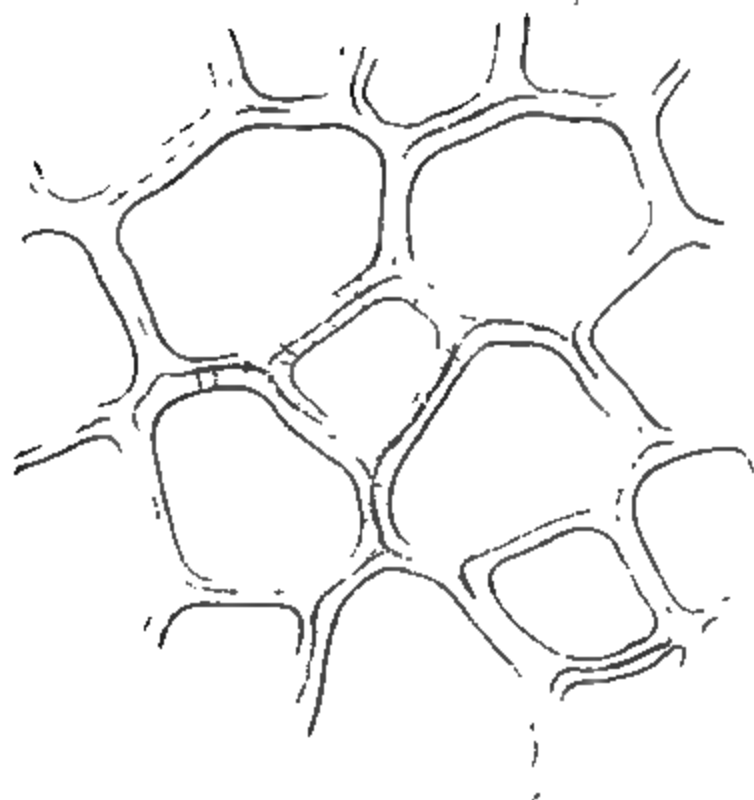
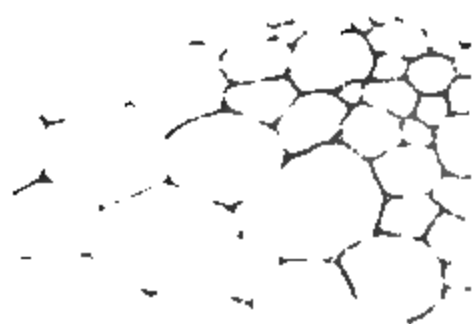
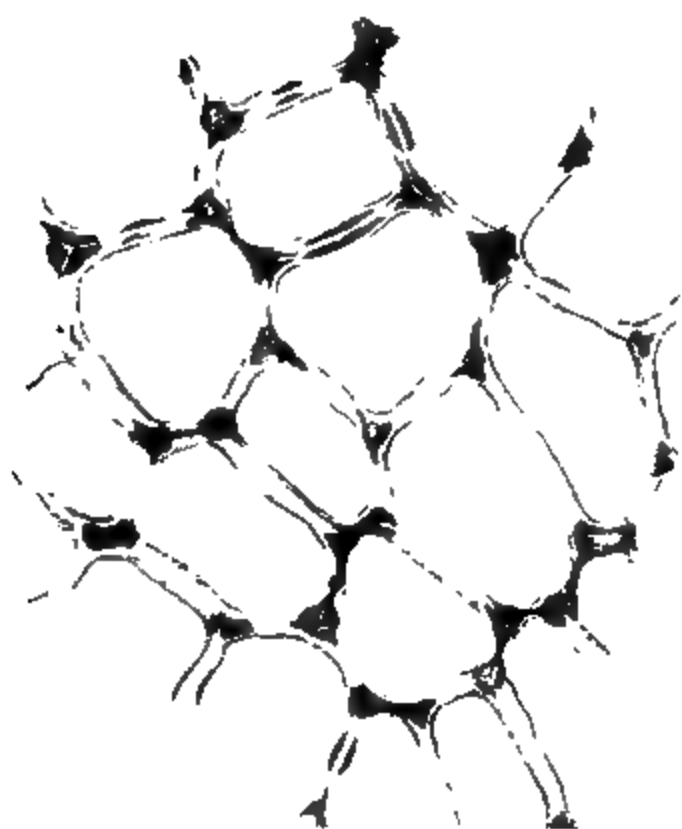


Fig 18.



of VII

Fig 20.



Fig 19.



Fig 21^a



Fig 21^b



(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung.

II.

Ueber ein celluloselösendes Enzym im Lebersecret der Schnecke (*Helix pomatia*).

Von

W. Biedermann und Cand. med. **P. Moritz**.

(Hierzu Tafel VI u. VII.)

Die schwere Ausnützbarkeit der meisten pflanzlichen Nahrungsstoffe seitens der phytophagen Thiere muss in erster Linie den Cellulosehüllen der Zellen zugeschrieben werden, deren Widerstandsfähigkeit gegen selbst sehr eingreifende chemische Reagenzien hinreichend bekannt ist. Es hängt damit eine grosse Zahl z. Th. sehr auffallender Anpassungserscheinungen des Verdauungscanales in morphologischer wie functioneller Hinsicht zusammen. In ersterer Beziehung sei erinnert an die bei vielen pflanzenfressenden Wirbellosen und Wirbelthieren bemerkbare grössere Länge und oft auch Weite des Darmschlauches, sowie an den höchst entwickelten Kauapparat der meisten phytophagen Arthropoden, dem sich in vielen Fällen noch ein besonders differenzirter „Kau Magen“ hinzugesellt, dessen complicirte Chitinbewaffnung offenbar wesentlich der mechanischen Zerkleinerung der Nahrungsstoffe zu dienen bestimmt ist. Eine ganz ähnliche Function erfüllt bekanntlich auch der „Muskelmagen“ der Körner fressenden Vögel, während andererseits die Gährungsprocesse in den ersten Abtheilungen des Wiederkäuermagens, sowie in gewissen Abschnitten des Darmes der pflanzenfressenden Säuger überhaupt die grosse Bedeutung erkennen lassen, welche bakteriellen Zersetzungen für die Auswerthung der vegetabilischen Nahrung zukommt. Seit lange ist es bekannt, dass im Verdauungscanal der Wiederkäuer ein grosser Theil der eingeführten Cellulose verschwindet. Schon in den fünfziger Jahren fand Haubner¹⁾ den Cellulosegehalt des Kothes über die Hälfte geringer, als er in der Futtermenge war, deren unverdaut gebliebener Rest den ausge-

schiedenen Koth bildete. „Er fand ferner, dass dies nicht bloss bei Futtermitteln der Fall ist, sondern dass auch von Pappelholzsägespänen, welche mit Säuren und Alkalien behandelt waren, und von gebleichtem und gewaschenem Papierbrei, wenn sie mit Heu und Kleie an Schafe verfüttert wurden, weniger als die Hälfte im Koth wieder erschienen.“ (Tappeiner.) In der Folge konnten auch Henneberg und Stohmann²⁾ diese Ergebnisse bei ihren ausgedehnten Untersuchungen bestätigen. Es ergab sich hierbei auch, dass die Cellulose eines Pflanzengewebes um so „verdaulicher“ ist, je weniger die Zellwand die Metamorphosen der Verholzung, Verkorkung oder Cuticularisirung erfahren hat, sowie dass die Löslichkeit der Cellulose bei verschiedenen Thieren sehr verschieden ist. Am grössten wurde sie bei Wiederkäuern gefunden (bis zu 75 %), geringer beim Pferde (bis zu 50 %). Für die Omnivoren (Mensch, Schwein) ist sie nur bei ganz jungem Pflanzengewebe (jungem Gemüse und Aehnlichem) möglich. Beim Fleischfresser (Hund) und bei der Gans konnte unter keinen Umständen eine Lösung von Cellulose gefunden werden. Wie Zuntz³⁾ später richtig hervorhob, wird durch alle diese Versuche allerdings nur das Eine sicher bewiesen, dass ein Theil der „Rohfaser“, d. h. des Rückstandes, der nach Behandlung der Pflanzentheile mit verdünnter H_2SO_4 , verdünnter Kalilauge, Alkohol und Aether zurückbleibt, aus dem Koth nicht wieder gewonnen werden kann, wobei unentschieden bleibt, ob die Cellulose wirklich gelöst (verdaut) oder nur insoweit verändert wurde, dass sie durch die verdünnte Säure oder Lauge löslich ist. Aber auch unter der Voraussetzung, dass das Erstere der Fall war und eine wirkliche Lösung eintrat, blieb es, wie Tappeiner⁵⁾ bemerkt, völlig unentschieden, „in welcher Weise diese Lösung erfolgte, und ob die gebildeten Producte dem Organismus bei seiner Ernährung zu Gute kämen, man also von einer Verdaulichkeit der Cellulose auch in diesem Sinne sprechen könne.“

Durch die Untersuchungen von Tappeiner (l. c.) darf es zur Zeit als sicher festgestellt gelten, dass Cellulose im Darm der Pflanzen fressenden Säugethiere wirklich gelöst wird, und dass gewisse Bakterienformen bei diesem Vorgange in erster Linie betheiligt sind; damit würde aber die Cellulose-Verdauung den Gährungs- und Fäulnisprocessen und nicht den eigentlichen Verdauungsvorgängen im engeren Wortsinne zuzurechnen sein.

Eine Auflösung von Cellulose ist in der That schon mehrfach bei Fäulnis- und Gährungsprocessen beobachtet worden. Mitscherlich beschrieb, wie Tappeiner in einer historischen Uebersicht der betreffenden Thatsachen mittheilt, schon (1850), wie bei der Nassfäule der Kartoffel die Zellwände der Knollen durch niedere Organismen („Vibrionen“) aufgelöst werden und ihr Inhalt zu einem Brei, in dem die Stärkekörner noch erhalten sind, zusammenfließt. Von Reinke und Berthold (Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. 1881) wurde dieser Vorgang genauer untersucht. „Die Fäule beginnt immer an kleinen Wundstellen; man sieht die Zellen von einander sich trennen und ihre Zwischenräume mit einer bakterienreichen Flüssigkeit sich erfüllen. Bald werden dann aber Theile der Zellwand gelöst, man sieht die Bakterien im Innern der Zellen. In kurzer Frist werden die Wände der Parenchymzellen nach voraufgegangener starker Aufquellung vollständig resorbirt, und die noch wohl erhaltenen Stärkekörner schwimmen in einer weisslich bis ockergelben dicht von Bakterien erfüllten Jauche von penetrantem, an Buttersäure erinnernden Geruch. Vor weiterem Fortschreiten der Zersetzung werden auch die Stärkekörner corrodirt und aufgelöst.“ (Tappeiner.)

Auf die Möglichkeit, dass es sich im Darm der pflanzenfressenden Säugethiere um ähnliche Vorgänge handelt, hat zuerst Popoff hingewiesen, indem er auf die Aehnlichkeit der Zusammensetzung der aus Cloakenschlamm sich entwickelnden Gase und jenen aufmerksamer machte, welche sich im Darmcanal bilden und speciell die Ansicht aussprach, dass das Sumpfgas in beiden Fällen auf dieselbe Quelle, d. h. die Zersetzung von Cellulose zurückzuführen sei. Auch Zuntz schloss sich dem an und gelangte bei einer Besprechung der Versuche von Wildt über die Resorption und Secretion im Verdauungscanal des Schafes (Journ. f. Landwirthschaft 1874) zu der Ueberzeugung, dass die Hauptstätten der Cellulosezersetzung diejenigen Orte sind, wo die Speisemassen längere Zeit stagniren, d. h. die 3 Vormägen und der Blinddarm. „Es kann uns,“ fährt er dann fort, „diese Beobachtung nur in der Annahme bestärken, dass die durch niedere Organismen bedingten fäulnisartigen Zersetzungsprocesse das wesentliche Lösungsmittel der Cellulose im Darmcanal darstellen.“ Er führt auch weiter aus, dass die Menge der Cellulose, welche durch die Sumpfgasgährung im Darm zersetzt werde, nicht gering sein könne und

in Folge dessen die damals herrschenden Anschauungen über die Bedeutung der Celluloseverdauung für die thierische Ernährung fallen gelassen werden müssen. Die Versuche von Popoff fanden in der Folge eine erwünschte Bestätigung in sorgfältigen Untersuchungen von Hoppe-Seyler⁸⁾, aus welchen sich mit Sicherheit ergab, dass aus einem Gemenge von Flussschlamm und sterilisirtem Papier mit gut ausgekochtem destillirtem Wasser in sterilisirten Gefässen durch bestimmte Bakterienarten CO_2 und CH_4 entwickelt wird, ohne dass irgend wesentliche andere organische Zersetzungsproducte entstehen.

Bei einem während 4 Jahren fortgesetzten Versuche, bei welchem 15 g Cellulose zersetzt wurden, vermochte Hoppe-Seyler nur Spuren löslicher organischer Stoffe in der Flüssigkeit zu finden, und auch der Bodensatz enthielt neben den Resten von Papier und Schlamm nichts von andern organischen Stoffen. Da demnach als die einzigen wesentlichen Producte der Umwandlung der Cellulose nur die Gase CO_2 und CH_4 gefunden wurden, und zwar in nahezu gleichem Volumen, so hält es Hoppe-Seyler für das wahrscheinlichste, „dass die Cellulose unter Aufnahme von 1 Mol. H_2O für $\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$ in ein zuckerartiges Kohlehydrat übergeht, welches mit oder ohne Bildung weiterer Zwischenproducte zu gleichem Volumen CO_2 und CH_4 zerfällt“. Auf die Entstehung eines dextrinartigen Körpers schliesst Hoppe-Seyler aus dem Umstande, dass die gärende Flüssigkeit bei Alkalizusatz etwas Kupfer-Oxydhydrat löste, aber beim Sieden nicht reducirte.

Tappeiner (l. c.) brachte gewogene Proben des gehörig durchgemischten Inhaltes aus jedem Abschnitt des Verdauungscanales von ausschliesslich mit Heu gefütterten Rindern in passende mit CO_2 gefüllte Flaschen, in welchen sich nun die bereits im Gang befindlichen Gährungsprocesse bei entsprechender Temperatur fortsetzten (im Thermostaten). Es wurden hierauf einerseits die entwickelten Gase, andererseits der flüssige Rückstand auf einen Gehalt an Cellulose und andere organische Bestandtheile untersucht. In allen Versuchen mit Panseninhalt ergab sich eine beträchtliche Verminderung des Cellulosegehaltes und zwar um so mehr, je länger die Gährung andauerte, sodass der Schluss wohl gestattet sein dürfte, „dass im Pansen in der That eine Lösung der Cellulose stattfindet, und dass hierbei Gährungsvorgänge betheiligt sind“. (Tappeiner.) Das gleiche Resultat ergaben auch Versuche mit dem Inhalt des Dickdarmes, wiewohl die Abnahme der

Cellulose hier nicht so bedeutend ausfiel wie mit Panseninhalt. (Bei acht- bis zehntägiger Gährung nicht ganz 6%.) Gänzlich untheiligt an der Lösung der Cellulose erwies sich der Dünndarm. Da filtrirter Pansen- oder Dickdarminhalt niemals eine merkliche Gasentwicklung erkennen liess und speciell CH_4 auch dann nicht entstand, wenn Eiweisskörper oder Stärke zugesetzt werden, so schien es von vorn herein wahrscheinlich, dass die Sumpfgasentwicklung im Darmcanal der grossen Pflanzenfresser mit der Cellulosegärung daselbst in Zusammenhang steht. Diese Annahme wird wesentlich gestützt durch weitere Versuche Tappeiner's⁹⁾, bei welchen reine Cellulose (Papier oder Bruns'sche Watte) in eine sterilisirte Nährlösung (1% neutralisirte Liebig'sche Fleischextractlösung) gebracht und mit etwas Panseninhalt infectirt wurde. Es entwickelte sich dann stets nach einigen Tagen eine intensive Gährung, wobei schliesslich die Cellulose fast ganz verschwindet (nach 1—4 Wochen). Die besonders im Anfang reichlich entwickelten Gase bestehen nur aus CO_2 , etwas H_2S und CH_4 . In gleichgrossen Flaschen, welche nur mit Fleischextractlösung ohne Cellulose gefüllt, aber sonst ganz gleich behandelt waren, bewirkte die Infection mit Panseninhalt nur eine ganz geringe Gasentwicklung. Eine Artbestimmung der massenhaft in der Flüssigkeit vorhandenen Bakterien, welche unzweifelhaft aus dem Panseninhalt stammten, hat Tappeiner nicht vorgenommen. Die Reaction des gärenden Flascheninhaltes erwies sich stets als sauer und liessen sich erhebliche Mengen flüchtiger Fettsäuren daraus gewinner, welche wenigstens z. Th. aus der Zersetzung der Cellulose herkommen (hauptsächlich Essigsäure). Von Hoppe-Seyler wird wie schon erwähnt, die Entstehung fetter Säuren bei der Sumpfgas-Gährung durchaus in Abrede gestellt. Bei einem Vergleich der aus Panseninhalt entwickelten Gase mit jenen, welche bei der künstlichen Cellulosegährung entstehen, fand Tappeiner eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung.

Pansengase des Rindes bei Fütterung
mit Heu

CO_2 }	
SH_2 }	75,47
H	0,07
CH_4	23,27
N	1,31

Papiergährung

CO_2 }	
SH_4 }	76,98
CH_4	23,01

Zu ähnlichen Resultaten führte auch die Untersuchung des Blinddarm- und Grimmdarm-Inhaltes beim Pferde und des Dickdarm-inhaltes vom Rind. Die von Mitscherlich erkannte Lösung der Cellulose durch einen fermentativen Process ist von van Tieghem (l. c.) und später von Hoppe-Seyler auf die Wirkung von *Amylobacter butyricus* bezogen worden, welchen Prazmowsky (Botan. Zeitung 1879, S. 418) für identisch mit dem Buttersäureferment Pasteur's (*Clostridium butyricum*) hielt. Von demselben Forscher werden auch noch einige andere Bakterien (*Clostridium Polymyxa* und *Vibrio Regula*) als celluloselösend beschrieben. 1890 versuchte A. H. C. van Sensus die Erreger der Cellulosegährung in Reinzucht zu gewinnen. Hiernach hätte man es mit einer Symbiose zweier Arten zu thun. Die eine derselben von ihm als *Bacillus amylobacter* bezeichnet bildet kleine 2—10 μ lange Stäbchen, welche sich unter Umständen mit Jod bläuen. Erst bei dem Hinzukommen einer zweiten noch kleineren Art wird die Cellulosegährung möglich. Es wird dann angeblich ein Enzym ausgeschieden, welches Cellulose zu lösen vermag. van Sensus hat dieses Enzym aus Cellulose-Gährungen abgeschieden und mit der alkalischen Lösung an den Zellwänden von Bohnenschnitten dessen Wirksamkeit festgestellt. Neuerdings will V. Omeliansky¹⁰⁾, einen *Bacillus* isolirt haben, welcher reine Cellulose unter Luftabschluss zu vergähren vermag; doch bildete sich dabei kein Sumpfgas, sondern nur CO_2 und H nebst fetten Säuren (Essig und Buttersäure). Die Entwicklung von CH_4 würde nach Omeliansky auf der Einwirkung eines andern von dem eben erwähnten verschiedenen *Bacillus* beruhen. Jener bildet 4—8 μ lange dünne Stäbchen, welche sich mit Jod nicht bläuen und daher von *Amylobacter* sicher verschieden sind, obschon die durch den *Bacillus* hervorgerufene Gährung in die Reihe der Buttersäuregährungen gehört.

Tappeiner hielt sich auf Grund seiner Versuche für berechtigt zu der Annahme, dass die Cellulose-Sumpfgasgährung „der einzige Process ist, durch welchen die Cellulose im Verdauungscanal der Wiederkäuer gelöst oder richtiger gesagt zersetzt wird“. Es würde, wie man leicht sieht, in diesem Falle von einer „Ausnutzung“ der „verdauten“ Cellulose im Thierkörper nicht wohl die Rede sein können und eine Gleichstellung derselben mit den wirklich assimilirten Kohlehydraten gänzlich ausgeschlossen sein. „Wenn so,“ fährt Tappeiner fort,

„die Verdauung der Cellulose in ihrer Bedeutung als Spannkraft liefernder Process mehr oder weniger heruntersinkt, so tritt eine andere, bisher weniger beachtete Seite dieses Vorganges in den Vordergrund, nämlich die Förderung, welche die Verdauung anderer Nährstoffe durch die Zersetzung der Cellulose erfährt. Durch dieselbe werden die Zellwände der pflanzlichen Futtermittel vielfach verdünnt, durchlöchert oder auch ganz zerstört und so der mechanischen Action der Verdauungsorgane (peristaltische Bewegung), welche auf die Sprengung der Zellwände gerichtet ist (? B.), vorgearbeitet oder den Verdauungssäften directe Zugänge zum Zellinhalte geschaffen.“ (Tappeiner.)

Zu einer wesentlich anderen Auffassung gelangte W. v. Knierim¹¹⁾ durch Stoffwechselversuche an Kaninchen. Es sollte zunächst festgestellt werden, ob und in welchem Maasse überhaupt verschiedene Cellulose-Präparate im Darne des Kaninchens verschwinden. Da eine gänzlich rohfaserfreie Nahrung vom Pflanzenfresser bekanntlich auf die Dauer nicht vertragen wird, indem bei der langsamen Kothwanderung leicht die Gefahr der Verstopfung namentlich im Blinddarmtheil eintritt, wenn mit der Rohfaser zugleich das Mittel fehlt, welches dem Darminhalt eine hinreichend lockere Beschaffenheit verleiht und offenbar zugleich als mechanischer Reiz auf die Darmwand wirkt, so sah sich v. Knierim genöthigt, nach einem völlig unverdaulichen und unschädlichen Ersatzmittel zu suchen, welches mit cellulosefreier Nahrung (Milch, Zucker, Fleischmehl) gemischt, ermöglichte, den ganzen Verdauungscanal zunächst vollständig von Rohfaser (Cellulose) zu befreien; als sehr geeignet erwiesen sich hierzu Hornspäne, welche in mechanischer Hinsicht die Rolle der Rohfaser im Verdauungscanale zu übernehmen im Stande sind, sich auf chemischem Wege von der zugefügten Cellulose leicht trennen lassen und ausserdem von den Versuchsthieren willig aufgenommen werden. Es ergab sich, wie nach früheren Versuchen an Pflanzenfressern zu erwarten war, dass auch beim Kaninchen ein beträchtlicher Antheil der mit Milch verfütterten Cellulose (in Form von Schnittkohl oder Heu, Cellulose, sowie auch von Papier und selbst Sägespänen und Leinwand) im Darne verschwand, d. h. im Koth nicht wieder aufgefunden werden konnte. Bei Vögeln (Gans) war dies dagegen gar nicht der Fall. v. Knierim suchte ferner auch die Frage nach dem Nährwerth der Cellulose zu entscheiden. Die Versuchsthier (Kaninchen) erhielten zunächst rohfaserfreie Nahrung

(Milch), hierauf bestimmte Mengen Rohfaser zur früheren Nahrung und schliesslich wieder cellulosefreie Nahrung. Die erhaltenen Resultate schienen v. Knierim entschieden zu Gunsten der Annahme zu sprechen, dass „durch die bei der Lösung der Cellulose sich bildenden Producte sowohl Eiweiss als Fett gespart wird“. Dem widersprechen jedoch durchaus die Versuche, welche H. Weiske¹²⁾ an einem Hammel anstellte, aus denen hervorzugehen scheint, dass „die Cellulose keine dem Stärkemehl und andern verdaulichen Kohlehydraten analoge eiweissersparende Wirkung besitzt.“ Das Versuchsthier erhielt in der ersten Zeit ein sehr eiweissreiches, rohfaserfreies oder doch wenigstens rohfaserarmes Futter mit abnorm engem Nährstoffverhältniss, alsdann in einer zweiten und dritten Periode zu diesem Futter eine bestimmte Menge Stärke und hierauf ein gleiches Quantum verdaulicher Cellulose (Haferstroh) unter Weglassung der Stärke, um auf diese Weise aus dem Nahrungsumsatz im Körper des Versuchsthieress weitere Schlüsse auf den eventuellen Nähreffect der Cellulose im Vergleich mit der Stärke ziehen zu können. Ist die Cellulose ein der Stärke analog wirkender Nährstoff, so müsste sie auch im Stande sein, wie es von dieser bekannt ist, bei Verabreichung zu einem abnorm eiweissreichen Futter mit zu engem Nährstoffverhältniss den zu starken Eiweissumsatz im Organismus zu hemmen und dafür Ansatz zu bewirken, was nicht der Fall war. Auch E. v. Wolff¹³⁾ gelangte bei Pferdefütterungsversuchen zu dem Ergebniss, dass „die verdaute Rohfaser für die Ernährung der Pferde anscheinend gar keinen Werth hat, weder für die Erhaltung des Thieres bei völliger Ruhe, noch auch für die Leistungsfähigkeit bei der Arbeit“.

Wenn, wie aus Tappeiner's Versuchen hervorzugehen scheint, die in den Darm der herbivoren Säugethiere eingeführte Cellulose dort wirklich nur unter dem Einfluss von Bakterien gelöst resp. zersetzt wird, so würde es nicht nur mit Rücksicht auf die gebildeten Producte (CO_2 , CH_4 , Fettsäuren), sondern von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden müssen, dass derselben ein irgend erheblicher Nährwerth zukommt, da es wohl als sicher gelten darf, dass auch die bakterielle Zersetzung anderer Nährstoffe (Eiweiss, Stärke, Zucker, Fett) im Darm im Vergleich mit der durch Verdauungs-Enzyme bewirkten Umsetzung derselben eine ganz verschwindend geringe Bedeutung besitzt. Der bei weitem grösste Theil der durch die Darmfäulniss und die Gährungsprocesse gebildeten Producte gelangt schliesslich zur Aus-

scheidung und ist daher als ein Verlust zu betrachten. Wäre die Cellulose wirklich ein für den Organismus werthvoller Nährstoff, so dürfte man wohl erwarten, dass dessen Ausnützung nicht der Mitwirkung der Bakterien überlassen, sondern wie in allen andern Fällen durch ein specifisches, vom Organismus selbst geliefertes Enzym vermittelt würde (Tappeiner).

So sehen wir auch bei Pflanzen in allen den Fällen, wo Cellulose gelöst und eventuell als Nährstoff verwendet werden soll, Enzyme in Wirksamkeit treten, deren Isolirung freilich in den meisten Fällen grossen Schwierigkeiten begegnet. Wir werden im Folgenden noch öfters auf diese Vorgänge näher eingehen müssen, und soll daher an dieser Stelle nur eine kurze Uebersicht der einschlägigen Beobachtungen gegeben werden.

Abgesehen von den schon erwähnten Bakterienformen bietet die mykologische Literatur zahlreiche Beispiele für Membrandurchbohrung seitens verschiedener Pilzmycelien. Eines der dabei wirksamen Enzyme wurde von De Bary¹⁴⁾ aus den vegetativen Organen (Mycelien, Sclerotien) von *Peziza sclerotiorum* isolirt und daher als *Peziza*-Enzym bezeichnet. Es hat die Eigenschaft, Zellwandungen zur Quellung zu bringen, speciell die Mittel- lamelle krautartiger Pflanzen zu lösen. Später schilderte dann Ward¹⁵⁾ in seiner Arbeit „On a lily disease“ alle Stadien der Durchbohrung von Lilienzwiebelschalen durch eine *Botrytis*-Art und konnte auch hier ein ähnlich wirkendes Enzym extrahiren (l. c.); ja es gelang ihm sogar die Ausscheidung der das Ferment enthaltenden Masse an den Hyphenspitzen direct zu beobachten. Manabu Miyoshi¹⁶⁾ stellte eine grosse Zahl von Versuchen über Membrandurchbohrung durch Pilzfäden an, indem er die zu prüfende Haut auf einen Nährboden (Gelatine, Agar) legte und dann Sporen entweder direct auf die Haut oder auf eine darüber liegende Schicht nährstoffarmer Gelatine aussäte, da sich gezeigt hatte (Botan. Zeitg. 1894, S. 24), dass die Pilzfäden (von *Botrytis cinerea* und *Penicillium glaucum* immer nur dann durch die Haut wachsen, wenn sich darunter ein nährstoffhaltiges Substrat befindet. Ist das nicht der Fall, so schmiegen sich die kümmerlich wachsenden Fäden zwar der Oberfläche an, dringen aber nicht durch. Es kamen verschiedene Membranen zur Verwendung, Collodiumhäute, Epidermis von Zwiebschalen, Pergamentpapier, Hollundermark, Kork, Holz. Während sich an der Berührungsstelle in vielen Fällen besondere

Haftorgane entwickeln, sah Miyoshi wie vorher auch De Bary und Ward die Hyphen (von *Botrytis*) eine Zwiebelchaleneperidermis mit der Spitze durchbohren, sobald sie mit der Haut in Berührung kamen. In jedem solchen Falle ist klar, dass es sich ganz vorwiegend um eine chemische Wirkung handelt; es findet dann offenbar eine partielle Lösung und Quellung der Membranen durch enzymatische Secrete statt, wodurch ein minimaler Aufwand mechanischer Energie schon zur Durchbohrung führt (Miyoshi). Ganz neuerdings hat Newcombe¹⁷⁾ ein Cellulose lösendes Enzym aus *Aspergillus oryzae* durch Extraction eines käuflichen pulverigen Präparates gewonnen, welches die Membranen der Stärke führenden Zellen des Gerstenkörnes bei 30° in etwa 24 Stunden auflöst, während die Stärke selbst erst nach 8–12 Tagen gelöst wird.

Hierher gehören wohl auch die Wirkungen der holzerstörenden Pilze, deren dünne Myceliumfäden, wie R. Hartig¹⁸⁾ in seinen ausgezeichneten Arbeiten gezeigt hat, in Splind- und Kernholz der Stämme eindringen, indem sie in ihren fortwachsenden Spitzen offenbar Enzyme ausscheiden, welche die verholzten Zellwände auflösen.

Besonders interessante und in vieler Beziehung wichtige Beispiele von enzymatischer Celluloselösung liefert vor allem die Keimungsgeschichte aller der Samen, in deren stark verdickten Endospermzellen gewisse Cellulosearten als Reservematerial abgelagert erscheinen (Reserv cellulose), wie insbesondere bei vielen Palmenarten (*Phoenix*, *Phytelephas* und Andere). Nach Mohl's Angabe hat schon Malpighi eine vollständige Keimungsgeschichte der Dattelpalme gegeben (*Opera posthuma*. London 1897, fol. S. 72). Er beobachtete, wie ich einer ausgezeichneten historischen Uebersicht von Reiss¹⁹⁾ entnehme, dass das Albumen bei der Keimung erweicht und die Zellen ihrer Säfte entleert werden, während die Membranen zurückbleiben. Die letztere Angabe ist von Mohl in wesentlichen Punkten corrigirt und ergänzt worden, indem er zeigte, dass in dem erweichten Endosperm auch die Membranen der Zellen resorbirt und ihre Reste nach der Entleerung vor dem Embryo hergeschoben werden. Viel eingehender hat dann später Sachs diesen Punkt behandelt²⁰⁾. Ihm verdanken wir vor Allem die sichere Feststellung der Thatsache, dass Cellulose wirklich als Reservestoff abgelagert wird, und zwar in Form von Verdickungsschichten der Endospermzellen. Keimt die Dattel, so werden diese Verdickungsschichten vollständig gelöst, während die primäre Mem-

bran erhalten bleibt. „Der anfangs winzig kleine Embryo schiebt, wie Sachs ausführt, gleich anfangs seine Wurzel und Keimknospe in's Freie hinaus, und innerhalb bleibt nur der oberste Theil des ersten Keimblattes, der nun nach und nach zu einem immer grösser werdenden, napfartigen Saugorgan heranwächst. Dieses aus sehr zartem Parenchym bestehende Organ scheidet offenbar eine Substanz (Enzym) aus, welche die Zellen des harten Endosperms in der nächsten Umgebung auflöst. Die Lösungsproducte (Zucker?) werden von dem Organ aufgesogen und dann in die wachsenden Keimtheile hingeführt, bis endlich der ganze harte Dattelnkern aufgelöst und sein Raum von dem herangewachsenen Saugorgan eingenommen ist.“ Es handelt sich also im Wesentlichen um eine enzymatische Lösung und Zersetzung der Reservecellulose des Endosperms von Seite des Keimlings. Die Zellhäute, die dem Saugorgan zunächst liegen, werden dünner und dünner und bilden schliesslich eine unscheinbare Masse feiner Häute.

Vergleicht man Schnitte aus dem Endosperm eines ruhenden mit einem solchen eines keimenden Dattelnkernes, so ist der Unterschied nach Reiss sehr auffallend. Ersteren Falles lassen die Wände keine Schichtung und auch keine Mittellamelle erkennen, welche letztere nur als Schliessmembran der grossen Tüpfel sichtbar wird. Die stark verdickten Zellwände erscheinen eigenartig lichtbrechend und homogen. Bei gekeimten Samen findet man nur den mittleren Theil der verdickten Wände von gleicher optischer Beschaffenheit wie in den intacten Endospermportionen, während die an die Lumina grenzenden Wandtheile das Licht schwach brechen und hyaliner, fast gelatinös erscheinen. Die stark lichtbrechenden Wandportionen heben sich dadurch wie Inseln in einer hyalinen Grundmasse ab (Reiss l. c. Taf. XIV. Figg. 1a—d). In dieser Weise schreitet nun der Lösungsprocess der Wandverdickungen fort, bis schliesslich nur noch die scharf contourirten Mittellamellen übrig bleiben, welche bald durch das Wachsthum des Saugorganes wellig und faltig zerknittert werden (Reiss). Bei den ähnlich gebauten, stark verdickten Endospermzellen von *Asparagus* findet bei der Keimung kein Abschmelzen der Reservecellulose, sondern eine „interlamellare“ Auflösung derselben statt. Interessant ist es, mit welcher Energie der Lösungsprocess in beiden Fällen erfolgt. Van Tieghem gibt hiervon ein eigenartiges Bild, wenn er (*Traité de botanique* p. 908) die Energie, mit welcher der Embryo von *Phoenix* und *Phyt-*

elephas die Cellulosemembran des hornigen Endosperms löst, mit der Fähigkeit der Nagethiere vergleicht, welche gewiss nicht im Stande wären, vegetabilisches Elfenbein zu fressen und zu verdauen (Reiss l. c.).

Mit Rücksicht auf die bekannten Corrosionserscheinungen bei der enzymatischen Lösung von Stärkekörnern ist es bemerkenswerth, dass auch die Verdickungsschichten von manchen Endospermzellen in ähnlicher Weise unter Bildung von radiären Canälen gelöst werden, wie z. B. bei der Keimung von *Allium* und *Iris* (vgl. Reiss l. c. Fig. 4 c und d), deren Verdickungsschichten aus Reservecellulose bestehen. Nicht minder deutlich lässt sich ein gleiches Verhalten bei der Keimung gewisser Samen feststellen, deren Endospermzellen Verdickungsschichten aus Amyloid besitzen, wie z. B. bei *Tropaeolum majus*. Auf Schnitten durch die Cotyledonen ruhender Samen sieht man die Wände der isodiametrischen Zellen ausserordentlich stark verdickt (Reiss l. c. Fig. 6 und 6 a). Wo nun bei keimenden Samen die Verdickungsmassen vom Lösungsprocess ergriffen werden, sieht man vom Lumen her zahllose, dicht gedrängte Corrosionscanäle in die Zellwand eindringen, ohne dass ein merkliches Aufquellen, Schleimigwerden oder Verflüssigen zu bewirken wäre. Dagegen dringen die Corrosionscanäle immer weiter gegen die Mittellamelle vor, so dass die intacten Membranthteile als Inseln von stark lichtbrechender Substanz erscheinen, welche von einer breiten Corrosionszone umgeben sind.

Wenn so die mikroskopischen Erscheinungen der mit dem Keimungsprocess verknüpften Celluloselösung in zahlreichen Fällen sehr genau untersucht sind, so sind doch andererseits unsere Kenntnisse über die dabei wirksamen Enzyme leider noch sehr unvollkommen; kann es doch nicht einmal als sicher entschieden gelten, dass neben der Stärke lösenden „Diastase“ ein besonderes Cellulose-Enzym, eine „Cytase“ vorhanden ist.

Grüss²¹⁾, dem wir hierüber eine Reihe von Untersuchungen verdanken, gibt an, dass es ihm gelungen sei, an Schnitten aus Dattelnkernen, welche er in Diastaselösung gelegt hatte, Zerklüftung der Zellmembranen und Lösungserscheinungen zu bewirken. Allerdings war aber die Wirkung eine sehr geringfügige. Eingreifendere Veränderungen traten erst nach einer Einwirkungszeit von mehreren Wochen hervor (!). Grüss schnitt aus Dattelendosperm kleine dreiseitige Prismen, welche dann mindestens 2 Monate (!) in einer starken, durch etwas Chloroform vor Bakterienentwicklung geschützten

Diastaselösung liegen blieben. Es ergab sich dann, dass die Flächen vielfach rau, die Kanten schartig geworden waren. Oberflächen-schnitte zeigten die Verdickungsschichten aufgeblättert, die Tüpfelwände vielfach durchbrochen. Die erste Einwirkung zeigte sich darin, dass die Substanz ihr Lichtbrechungsvermögen ändert, sie wird hyalin, und es treten kurze, feine Risse auf. Dann zerreißen besonders die innersten Celluloselamellen, wodurch eine förmliche Zerkleinerung der ganzen Zellwand eintritt. In diesem Stadium beginnt die Abschmelzung. Die Lamellen werden lichtschrach und schwinden allmählich. Welche Producte hier bei Lösung der Cellulose im Keimungsprocesse entstehen, und ob diese einer besonderen Art von Diastase zuzuschreiben ist, bleibt vorläufig fraglich; dass es sich aber um ein der Diastasegruppe zugehöriges Enzym handelt, hält Grüss dadurch für erwiesen, dass ein Glycerin-extract aus den zerquetschten Schildchen von 60 Dattelnkernpflanzen, in welchen dünne Endospermscheibchen sich nach 2 Monaten vielfach corrodirt zeigten, Stärkekleister zu verzuckern vermochte. Beyerinck (Centralbl. f. Bacteriol. 1895, 2. Abschn. S. 339) konnte im Gegensatz zu Grüss in keimenden Datteln keine Diastase nachweisen, folgert aber demungeachtet eine enzymatische Lösung der Reserv cellulose aus dem Umstande, dass dieselbe noch vor ihrer Lösung in einen mit Jod sich bläuenden Körper umgewandelt wird. Auch F. C. Newcombe (l. c.) hat ganz neuerdings das Vorkommen eines besonderen Cellulose-Enzyms nicht nur in den Keimpflanzen der Dattel, sondern auch in denen der Gerste und der weissen Lupine behauptet. Er prüfte das Verhalten von Auszügen dieser Keimpflanzen zu Gerstenkornschnitten, deren Stärke durch Speichel aufgelöst worden war, und fand, dass in concentrirter Lösung die Zellwände bei einer Temperatur von 30° innerhalb 48 Stunden sich fast immer ganz und gar auflösen. Die Sache verhält sich ähnlich bei Schnitten von den Cotyledonen der weissen Lupine, nur geht die Auflösung hier viel langsamer vor sich.

Schon Brown und Morris²²⁾ haben nachgewiesen, dass bei der Keimung der Gramineen (Gerste) zunächst die Zellwände des stärkeführenden Endosperms gelöst werden, noch ehe die in den Zellen enthaltenen Stärkekörner von der Diastase ergriffen sind. Sie haben dann ferner gezeigt, dass sich die gleichen Erscheinungen auch mit einem Wasserextract von Luftmalz hervor-rufen lassen, dass aber dieser seine Eigenschaft, Zellwände zu lösen,

verliert, wenn er $\frac{1}{2}$ Stunde auf 60° C. erhitzt wird, ohne dabei seine Fähigkeit, Stärke zu verzuckern, einzubüssen. Hieraus schliessen sie, dass im Malzauszug zwei verschiedene Enzyme enthalten sind, von denen das cytohydrolytische, die „Cytase“, schon bei 60° zerstört wird, während das amylolytische (Diastase) erhalten bleibt.

Es war aber den genannten Forschern bereits aufgefallen, dass das von ihnen angenommene Enzym nur gewisse Zellwände zu lösen oder anzugreifen vermag, während andere sich vollkommen widerstandsfähig erweisen. So theilen sie mit, dass es die Zellwände des Parenchyms der Runkelrübe nur wenig, die des Apfels gar nicht angreife, dagegen die Zellwände des Kartoffelparenchyms bis auf eine dünne Schicht löse. Auch schon die Zellwände des stärkeführenden Theiles des Gerstenendosperms selbst werden an verschiedenen Stellen im Samen verschieden rasch gelöst. Es liegt nahe, zur Erklärung dieser Thatsachen an chemische Verschiedenheiten der Zellwände zu denken. Durch zahlreiche neuere Untersuchungen sind solche in der That bekannt geworden, und sind es gerade vor Allem die Endospermzellen der Samen mit „Reservecellulose“, deren Verdickungsschichten zum grössten Theil aus sogenannten „Hemicellulosen“ bestehen, welche sich insbesondere dadurch auszeichnen, dass sie durch Säuren meist leichter hydrolysirbar sind als die eigentliche Cellulose, indem sie vielfach schon beim Kochen mit 1 % HCl oder H_2SO_4 in Lösung gehen, während Cellulose von einer so verdünnten Säure fast gar nicht angegriffen wird. Gleichwohl wird die Hemicellulose von Phoenix, Coffea, sowie das Amyloid bei Tropaeolum-Samen von der angeblichen „Cytase“ der Gerstensamen nicht angegriffen, so dass die Vermuthung nahe liegend erscheint, dass die löslichen Zellwände des stärkeführenden Endosperms der Gerste und anderer Gramineen aus einer noch leichter hydrolysirbaren Hemicellulose bestehen als jene Verdickungsschichten. In der That konnte F. Reinitzer²⁸⁾ zeigen, dass selbst eine HCl von nur 0,1 % im Stande ist, die Lösung der betreffenden Zellwände bei nur 15 Minuten dauerndem Kochen zu bewirken, während die Lösung der früher erwähnten Hemicellulosen eine Säure von 10—12 Mal so grossem Gehalt erfordert. Die Stärkekörner fand Reinitzer unter den genannten Bedingungen noch grösstentheils erhalten, so dass also die Substanz der Zellwände durch die verdünnte Säure mindestens ebenso

leicht, wenn nicht leichter gelöst wird wie die Stärke, was mit dem Verhalten bei der Keimung, sowie bei Behandlung des Endosperms mit einem Luftmalzextract ganz übereinstimmt. Auch hier werden die Wände rascher gelöst als die Stärkekörner, was demnach in erster Linie in ihrer chemischen Zusammensetzung begründet liegt, indem sie aus sehr leicht hydrolysirbaren Hemicellulosen bestehen. Solche Zellwände dagegen, welche der Hydrolyse durch verdünnte Säuren widerstehen, also offenbar aus Cellulose bestehen, werden auch durch Malzextract niemals angegriffen, so dass, wie Reinitzer meint, die wirkliche Existenz einer „Cytase“ ernstlich in Frage gestellt erscheint, wenigstens für den in Rede stehenden Fall keimender Gramineensamen. Reinitzer gelangte auch bei Versuchen mit rein dargestellter Cellulose, die er mit Malzauszug behandelte, um ihre dadurch etwa herbeigeführte Gewichtsverminderung zu bestimmen, zu durchaus negativen Ergebnissen. Auch liess sich zeigen, dass durch Erhitzen auf 60 ° C. der Malzauszug seine Fähigkeit, Zellwände des Gerstenendosperms zu lösen, keineswegs ganz einbüsst, sondern nur in dieser Beziehung geschwächt wird, indem das erwärmte Enzym in seiner Wirkung um ungefähr 24 Stunden gegen das frische zurückbleibt.

Diese Abschwächung ist aber, wie Reinitzer bemerkt, an sich noch kein ausreichender Grund, im Malzauszug neben der Diastase noch eine besondere „Cytase“ anzunehmen, denn auch von jener ist es bekannt, dass ihr Fermentativvermögen für Stärke durch Erhitzen beträchtlich geschwächt wird. So fand Lintner, dass eine Diastaselösung, die 40 Minuten auf 55 ° C. erhitzt worden war, nur noch $\frac{1}{3}$ des ursprünglichen Fermentativvermögens besass und, wenn das Erwärmen 60 Minuten dauerte, nur noch $\frac{1}{4}$ davon zurückbehielt. Es ist also nichts Auffallendes, wenn auch die Fähigkeit eines Malzauszuges, gewisse Hemicellulosen zu lösen, durch Erhitzen beträchtlich abnimmt.

Dass durch diese Erfahrungen das Vorkommen einer echten von Diastase verschiedenen Cytase in andern Fällen keineswegs ausgeschlossen wird, gibt natürlich Reinitzer selbst ohne Weiteres zu. Zu Gunsten dieser Ansicht macht Newcombe insbesondere folgende Thatsachen geltend: Es zeigte sich, dass das Lupinen-Enzym die Membranen entstärkter Gerstenkörner am raschesten löste, viel später und in ungefähr derselben Zeit trat die Lösung ein im Gersten-, Dattel-Cotyledonen- und Dattel-Endosperm-

Enzym. Wenn man aber denselben Lösungen dünne stärke-führende Schnitte zufügt, so zeigt sich das Verhalten gegen Stärke auffallend verschieden von ihrer Wirkung auf Membranen. Die Stärke löst sich nämlich zuerst im Gersten-Enzym, dann im Dattel-Cotyledonen-, Dattel-Endosperm, und zuletzt im Lupinen-Enzym. Diese Verschiedenheit in der Einwirkung der Enzyme auf Stärke und auf Zellwandungen lässt sich noch schärfer ausdrücken. Wenn gleich dünne und gleich grosse Schnitte von Gersten-Endosperm zuerst in Chloroform getödtet, dann in Wasser gewaschen und schliesslich in gleich kleine Mengen (einige Tropfen) der genannten Enzymlösungen eingelegt und bei 30—35 ° C. gehalten werden, so findet man Folgendes:

Im Gerstenmalz-Auszug verschwinden Stärkekörner in 24 Stunden und Membranen in etwa 48 Stunden. Die Mittellamellen aber lösen sich manchmal etwas später auf. Im Lupinen-Auszug lösen sich die Membranen in 36 Stunden, die Stärke aber erst sehr spät, nicht einmal innerhalb 30 Tagen. Im Dattel-Cotyledonen-Auszug lösen sich die Membranen in 24 Stunden, die Stärke verschwindet erst nach einigen Wochen, aber doch schneller als im Lupinen-Auszug. Im Dattel-Endosperm-Extract schmelzen die Membranen in ungefähr derselben Zeit, wie im Cotyledonen-Auszug ab, die Stärke aber löst sich bedeutend langsamer etwa wie im Lupinen-Extract. Ein Versuch über die Wirkung dieser fünf Lösungen auf Stärkekleister gab dieselbe Reihenfolge wie auf Stärkekörner. Auch ein Versuch über die Wirkung auf Schnitte des Cotyledonengewebes der weissen Lupine gab die gleiche Reihenfolge wie bei Gerstenkornschnitten.

Da das Verhalten der einzelnen Extracte gegen Stärke und Cellulose so verschieden ist, so erscheint es sehr unwahrscheinlich, dass das Stärkelösende und das Cellulose lösende Enzym ein und dasselbe sind.

Nach Brown und Morris (l. c.) soll übrigens das cellulose-lösende Enzym in dem Würzelchen des Embryo von keimender Gerste auch noch im Magen der Wiederkäuer, des Pferdes und des Schweines wirksam sein, so dass sich die Cellulose der genossenen Körner bald löst.

Ueber das Vorkommen Cellulose lösender Enzyme bei Thieren liegen bisher nur ganz vereinzelte, zum Theil auch noch zweifelhafte Angaben vor. So will Mac Gillawry²⁴⁾ aus dem Processus vermiformis des Kaninchens ein Ferment durch Glycerin extrahirt haben,

welches angeblich Cellulose verdaut, und ebenso behauptet Schmulewitsch²⁵⁾, dass es ihm gelungen sei, durch Einwirkung von Pankreatin auf unveränderte Futterstoffe Cellulose in Lösung zu bringen. Zahlreiche und umständliche Versuche über die Wirkung des gemischten Speichels vom Pferd, Rind und Schaf auf lufttrockene Rohfaser hat V. Hofmeister ausgeführt (Physiologie der Haussäugethiere 1890, Bd. 1 S. 772). „Das Resultat war beim Pferdespeichel ein total negatives; bei der Digestion der Rohfaser mit destillirtem Wasser war von dieser mehr löslich geworden als bei der Digestion mit Speichel; es ist also ganz zweifellos, dass durch den gemischten Speichel des Pferdes keine Cellulose gelöst wird. Der Wiederkäuerspeichel löste etwas, aber wenig Cellulose, ebenso auch Coecalflüssigkeit, sowie die Flüssigkeit aus den dorsalen Lagen des Colon und aus dem Rectum (l. c. S. 803). Aus der den Inhalt des Pansens und der Haube durchtränkenden Flüssigkeit war ein Celluloseenzym nicht zu isoliren, obschon, wie bereits erwähnt, die Pansen- und Haubenflüssigkeit Cellulose löst. An gleicher Stelle (l. c. S. 831) findet sich noch die Angabe, dass Cellulose durch die Pansenflüssigkeit des Schafes „so weit verändert, erweicht und macerirt wird, dass sie alsdann im Darm gelöst und verdaut werden kann“.

Ganz neuerdings ist von K. Knauthe²⁷⁾ die Angabe gemacht worden, dass ein Extract des Hepatopankreas vom Karpfen auf Cellulose kräftig lösend einwirkt. „Von den frisch geschlachteten Karpfen wurden die einzelnen Organe, nachdem sie abgewaschen und die Darmpartieen von Koth befreit waren, immer zuerst auf ihre Reaction geprüft. Hierauf wurden sie möglichst rasch von anhaftendem Fett befreit, fein zerhackt resp. verrieben und pro Gramm Substanz ohngefähr mit 1 ccm einer 0,4% resp. 0,5% Soda-lösung übergossen, in der sie meist 24 Stunden bei Zimmertemperatur stehen blieben. Diese Lösung wurde nun durch ein Tuch gepresst und das so erhaltene Extract zu Versuchen verwendet.“ Bei Selbstverdauungsversuchen wurde ein gewisses Quantum fein zerhackten Hepatopankreas unter Zusatz minimaler Mengen Thymol (in alkoholischer Lösung) in grössere Quantitäten Soda- resp. HCl-Lösung gelegt und beobachtet, ob Selbstverdauung eintrat.

Bei allen Versuchen Knauthe's fiel die „ungemein rasche Zersetzung der von Schleicher und Schüll in Düren bezogenen, in kleine Stücke zerschnittenen Filter unter Einwirkung des alka-

lischen Hepatopankreasextractes auf. Da diese Filter zum grössten Theil aus reiner Cellulose bestehen, so lag die Vermuthung sehr nahe, dass diese Substanz von den Verdauungssäften des Karpfens angegriffen wird“.

Schon vorher hatte sich bei Darmuntersuchungen von natürlich ernährten Karpfen ergeben, dass der Spelt und die Intima der Früchte von *Glyceria speciosa* mehr oder minder in den mittleren Darmpartieen ihrer Cellulose beraubt waren. Knauth liess nun alkalischen Darmsaft, sowie nach der Vorschrift von Stutzer*) bereiteten Hepatopankreasextract (beide mit Chloroform versetzt) auf die Früchte von *Symphoricarpus racemosus* einwirken, welche bekanntlich sehr viel reine Cellulose enthalten, die nun von dem Extract rasch gelöst wurde. Die Annahme, dass es sich, analog der Rohfaserverdauung beim Säugethier, um die Thätigkeit von Spaltpilzen handle, wird dadurch sehr unwahrscheinlich, dass die Versuche in gesättigter Chloroformlösung angestellt wurden; doch bedarf, wie Knauth selbst erwähnt, auch dieser Punkt noch näherer Untersuchung.

Ueberblickt man die im Vorstehenden mitgetheilten Erfahrungen, welche wohl alles Wesentliche bilden dürften, was bisher über die Frage der enzymatischen Celluloselösung bekannt geworden ist, so muss man bekennen, dass es recht wenig und vielfach noch Unsicheres ist. Erscheint doch nicht einmal die Existenz einer „Cytase“ bei Thieren völlig sichergestellt, und über die Wirkungsweise derartiger Enzyme sind wir selbst bei Pflanzen nur hinsichtlich der mikroskopischen Veränderungen des Endosperms bei der Keimung gewisser Samen genauer unterrichtet.

Es war unter diesen Umständen um so erwünschter, dass, wie wir fanden, das Secret der Mitteldarmdrüse (Leber) unserer

*) Das von Fett befreite Hepatopankreas wird fein zerkleinert, mit Seesand verrieben und zunächst 24 Stunden lang an der Luft liegen gelassen. Sodann werden je 100 g verriebene Masse mit 300 ccm Kalkwasser und 100 ccm Glycerin von 1,23 spec. Gewicht vermischt und unter bisweiligem Umrühren 5 Tage lang stehen gelassen. Darauf wird das Unlösliche abgepresst, die Flüssigkeit abfiltrirt und mit so viel Chloroform versetzt, dass in der umgeschüttelten Flüssigkeit einige Tropfen Chloroform am Boden liegen bleiben. Zur Herstellung der Lösung für den eigentlichen Verdauungsversuch werden 250 ccm des Extractes mit 750 ccm einer Sodalösung vermischt, die in den 750 ccm = 5 g wasserfreies Na_2CO_3 enthält, die Mischung 2 Stunden lang bei Zimmertemperatur stehen gelassen, der Trübung wegen filtrirt und von der klaren Flüssigkeit 100 ccm zum Versuch verwendet.

heimischen grossen Landschnecken (*Helix*, *Arion*, *Limax*) ein überaus wirksames, Cellulose höchst energisch lösendes Enzym enthält, so dass es, da das Versuchsmaterial jederzeit leicht in beliebiger Menge zu beschaffen war, möglich schien, eine eingehendere Untersuchung über dessen Eigenschaften und Wirkungsweise anzustellen.

Da wir dem in dem ersten dieser „Beiträge“ entwickelten Plane entsprechend beabsichtigen, die in vieler Beziehung höchst eigenartigen Verdauungsvorgänge der Schnecken in ihrer Gesamtheit zum Gegenstande weiterer Untersuchungen zu machen, so möge es gestattet sein, gleich hier eine gedrängte Uebersicht der anatomischen Verhältnisse des Verdauungscanales zu geben, wobei *Helix pomatia* als die am meisten benutzte Species besonders berücksichtigt werden soll (vgl. die Abbildung in dem Elementarcursus der Zoötomie von Hatscheck und Cori, G. Fischer, Jena 1896). Hier bildet der Verdauungscanal eine U-förmige Schlinge, deren Endpunkte durch die Mund- und Afteröffnung gegeben sind, und deren Umbiegungsstelle in dem Eingeweidesacke liegt, dessen spiraligen Windungen die Darmschlinge folgt; hier liegt auch die „Leber“ als Anhangsorgan des Darmes. Der Mund führt zunächst in der Pharynx, welcher eiförmig von dicken Muskeln umhüllt wird und an der ventralen Seite einen eigenthümlichen Kauapparat trägt. Unmittelbar hinter dem oberen Rande der Mundöffnung befindet sich der Kiefer, eine quere, hornige Lamelle von brauner Farbe. Vom Boden der Mundhöhle erhebt sich eine Art Zunge, welche mit einer chitinen Reibplatte (*Radula*) versehen ist, die aus einer derben Cuticula mit sehr regelmässig in Querreihen angeordneten, harten Chitinzähnen besteht. Die *Radula* wird durch kräftige Muskeln bewegt, bei deren Contraction sie sich entfaltet und zugleich von hinten nach vorn bewegt. Nach A. Lang (Vergleich. Anat. S. 760) lässt sich die Bewegung der Zunge mit der ihr aufliegenden *Radula* am besten der Bewegung der Zunge einer leckenden Katze vergleichen, nur dass sie langsamer erfolgt.

Als Oesophagus ist der Theil des Darmes zu bezeichnen, welcher zwischen Pharynx und Magen liegt, wobei unter Magen diejenige Darmerweiterung zu verstehen ist, in welche sich hauptsächlich das Secret der Mitteldarmdrüse ergiesst, die aber selbst keine speciellen Verdauungsdrüsen besitzt. Auf den Magen folgt als engerer, röhrenförmiger Abschnitt des Mitteldarmes der Dünndarm, welcher zum grossen Theil im Lebergewebe eingebettet

liegt. Von Anhangsdrüsen sind ausser der Leber, auf deren complicirten Bau hier nicht näher eingegangen werden kann, nur noch die Speicheldrüsen zu erwähnen, welche bei *Helix* als grosse, paarige, viellappige Drüsenkörper zu beiden Seiten dem Magen flach aufgelagert sind, und deren Ausführungsgänge längs des Oesophagus nach vorne bis in den Pharynx verlaufen, in welchen das Secret ergossen wird, dessen enzymatische Wirkung (auf Stärke) keine irgend erhebliche Rolle zu spielen scheint.

Wenn es darauf ankommt, den Magen und Darm bei *Helix pomatia* rasch freizulegen, so wird zunächst das Gehäuse am lebenden Thier entfernt, indem man mit einer starken Scheere von der Mündung an längs der Grenzlinie je zweier Windungen einschneidet. Dann wird das gewöhnlich stark contrahirte Thier mit einigen Nadeln auf einer Korkplatte festgesteckt und die die Athemhöhle bedeckende Mantelfalte vom freien Rande her in der Mittellinie aufgeschlitzt. Von hier aus setzt man den Schnitt nach hinten durch die Körperwand fort, wobei man zugleich den an dieser Stelle von der einen zur andern Seite des Thieres herüber tretenden Enddarm und einen quer vorliegenden Leberlappen durchschneiden kann, ohne den Vorderdarm zu verletzen, da zwischen diesem und der Scheere die meist ziemlich umfangreiche Eiweissdrüse liegt. Man führt den Schnitt auf der Höhe der Windungen bis zum hintern Ende der durchscheinenden Eiweissdrüse, entfernt diese und hat damit den hinteren Theil des Vorderdarmes freigelegt. Hierauf durchschneidet man den noch unversehrten Boden der Athemhöhle am besten von hinten anfangend, indem man ihn mit der Pinzette gut in die Höhe hebt und sich immer auf der rechten Seite des Thieres hält, da die hier befindlichen Geschlechtsorgane den links gelegenen Darm schützen. Man führt den Hautschnitt durch den Mantelwulst bis zwischen die Fühler und kann dann den ganzen Vorderdarm und Magen leicht isoliren und doppelt unterbinden, um ihn ohne Verlust des Inhaltes heraus zu bekommen.

Dieser besteht immer aus einer braunen, klaren, etwas zähen Flüssigkeit, deren Menge ganz wesentlich von dem Ernährungszustande des Thieres abhängt. Am meisten Saft findet sich bei Individuen, welche reichlich gefressen hatten, und deren Magen sich dann wieder entleert hat, was in der Regel nach etwa 24 Stunden der Fall ist. Dann findet man ihn oft ganz prall mit verhältnissmässig dünnflüssigem, braunem Saft gefüllt, während nach einer

längeren Hungerperiode der Inhalt spärlicher, mehr eingedickt und zähflüssig erscheint. Hat das Thier eben gefressen, so erscheinen auch die Nahrungsmassen durchtränkt mit derselben braunen Flüssigkeit, welche nichts weiter ist, als das Secret der Mitteldarmdrüse (Leber). Es könnte auffallend erscheinen, dass sich dieses von den Mündungen des Leberausführungsganges her sowohl nach vorn in den Magen wie nach hinten in den Dünndarm ergiesst. Doch ist dies schon aus der Neigung des Nahrungsschlauches erklärlich, und ausserdem hat H. M. Gartenauer (Ueber den Darmcanal einiger einheimischen Gastropoden. Diss. Inaug. Strassburg. 1875) die Ansicht geäußert, dass eine eigenthümliche Wulstbildung der Schleimhaut des Darmes in der Gegend der Mündung des Leberausführungsganges es bedinge, dass das Secret nach beiden Richtungen hinfliesst und sich gleichmässig im Darm vertheilt.

Hinsichtlich der Beschaffenheit des Secretes der Mitteldarmdrüse der Mollusken und selbst nur der kleinen Gruppe der Landpulmonaten finden sich in der Litteratur sehr auffallende Widersprüche und zum Theil noch ganz unaufgeklärte Angaben. So erwähnt Cuvier, dass die „Galle“ von *Oetopus* eine orangegelbe Flüssigkeit sei, während P. Bert umgekehrt die Farblosigkeit des Lebersecretes betont. Auch Bourquelot gewann bei einem *Oetopus* aus den erst ligirten und nach 10 Minuten angeschnittenen Ausführungsgängen der „Leber“ eine geringe Menge Flüssigkeit (etwa 10 Tropfen), welche ganz farblos, etwas trübe und ein wenig fadenziehend dem gemischten Mundspeichel glich. In einem andern Fall, wo die ausgeschnittene Drüse mit den unterbundenen Ausführungsgängen nach abwärts aufgehängt worden war, füllten sich jedoch die letzteren mit einer braunen Flüssigkeit an, welche kleine, braune Körperchen enthielt. Höchst merkwürdige Angaben macht Cl. Bernard*) in Betreff der Beschaffenheit des Secrets der „Mitteldarmdrüse von *Limax flavus*“. Krukenberg**) theilt die betreffende Stelle in Uebersetzung mit: „Wenn man den Magen- und Darminhalt von *Limax flavus* untersucht, und zwar bei Thieren, welche lange gehungert haben, so kann man die Gegenwart einer sehr braunen Galle nachweisen, doch in derselben keine Spur von Zucker. Nehmen die Thiere aber dann Nahrung auf, so ergiesst sich ein saurer ‚Magensaft‘ (Bernard

*) Recherches sur une nouvelle fonction du foie (Ann. de sc. nat. 3^e ser. t. 10 p. 332, 1853).

**) Unters. a. d. Heidelb. physiolog. Inst. Bd. 2 Heft 1 S. 16 f.

glaubte, dass der Verdauungssaft im Magen selbst von besonderen Drüsen der Schleimhaut abgesondert wird [vgl. *Leçons de physiol. experim.* II 1856 S. 487—493]), welcher sich mit der Nahrung mischt, und in welchem sich auch kein Zucker findet. Diesen Befund macht man aber nur so lange, als die Verdauung währt, und sobald die Nahrung fast vollständig aus dem Magen in den Darm übergetreten ist, ergiesst sich aus dem Ductus choledochus nahe dem Pylorus eine farblose, zuckerhaltige Flüssigkeit in den Magen. In dem Maasse, als die Absorption im Darm fortschreitet, vermehrt sich die Secretion dieser zuckerhaltigen Flüssigkeit in der Leber so sehr, dass der Magen bald von dem Secrete angefüllt und ausgedehnt wird. Die Secretion der zuckerhaltigen Flüssigkeit und der Erguss derselben in den Magen erfolgt somit nach der sogenannten Magenverdauung und fällt mit der Absorptionsperiode im Darne zeitlich zusammen. Diese Flüssigkeit sammelt sich dann auch in dem nach dem Magen zu sich weit öffnenden Ductus choledochus und staut sich, nachdem der Magen ausgedehnt ist, in der Leber selbst an. So kommt auch in der Leber eine sehr beträchtliche und auffällige allgemeine Dilation zu Stande. Bald aber verringert sich der Umfang des Magens, des Ductus choledochus und der Leber in Folge der Absorption dieser Flüssigkeit. Diese Aufsaugung wird vorzugsweise im Magen erfolgen, wo das Secret sich besonders anzusammeln scheint, ohne in den Darm überzutreten. Wenn die Absorption fast vollendet ist, secernirt die Leber eine andere Flüssigkeit, die sich in keiner Weise von der Galle unterscheidet. Das Secret, welches sich dann aus dem Ductus choledochus ergiesst, verarmt nach und nach immer mehr an Zucker, wird zugleich immer mehr gefärbt und ist zuletzt reine zuckerfreie Galle, wie man sie in dem Verdauungsrohr der nüchternen *Limax* findet. Dann verschwindet die Turgescenz der Leber, und ihr Volum nimmt ab. Diese dunkle Galle, welche zuletzt secernirt wurde, scheint nicht merklich resorbirt zu werden; sie bleibt im Darne, und man findet sie mehr oder weniger eingedickt und mit ihrer braunen Farbe noch bei der folgenden Verdauungsperiode.“

Ob diese Beobachtungen von Cl. Bernard in irgend welchem Zusammenhang mit den erwähnten Angaben von P. Bert und Bourquelot über die Farblosigkeit des Lebersecretes von *Cephalopoden* stehen, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Bei *Helix pomatia* haben wir niemals irgend etwas Aehnliches

finden können und stets nur das Vorhandensein eines braun-gefärbten, mehr oder weniger eingedickten Saftes im Magen constatirt, dessen Farbe nur dann in's Grünliche übergeht, wenn grüne, chlorophyllhaltige Pflanzentheile gefressen wurden. Hiermit stehen auch die Angaben von E. Yung⁸⁰⁾ in Uebereinstimmung, welcher das Lebersecret als eine Flüssigkeit beschreibt „de couleur brune, verte, verte-jaunâtre etc.“. D. Barfurth (l. c. II S. 346) ist geneigt, die erwähnte Angabe Cl. Bernard's nicht sowohl auf Secretion eines farblosen, zuckerreichen Saftes seitens der Leber, als vielmehr umgekehrt auf ein Eindringen von Inhaltsmassen aus dem stark gefüllten Darm in die sehr weiten Ausführungsgänge der Drüse zu beziehen. Wie sich aus dem angeführten Citat ergibt, ist Cl. Bernard in Uebereinstimmung mit allen seinen Vorgängern der Ansicht, die Mitteldarmdrüse der Schnecken entspreche functionell der Leber der Wirbelthiere, eine Auffassung, die sich ursprünglich nur auf eine gewisse äussere Aehnlichkeit hinsichtlich der Lage, Grösse und Farbe des Organes gründete. So fungirt in den Arbeiten von Schlemm, Karsten, Meckel und Will^{83 - 84)}, welcher letzterer mit Hülfe der Pettenkofer'schen Probe echte Gallenbestandtheile nachgewiesen haben wollte, die in Rede stehende, mächtig entwickelte Drüse stets als „Leber“. Diese Auffassung wurde durch Bernard's Beobachtungen über den Zuckergehalt der Drüse noch wesentlich gestützt und schien daher der morphologischen Aehnlichkeit auch eine functionelle Gleichwerthigkeit zu entsprechen.

„Chez les limaces il y a deux sécrétions hépatiques, celle du sucre et celle de la bile“; in diesem Satze Cl. Bernard's findet die erwähnte Meinung ihren schärfsten Ausdruck. Dem gegenüber machte jedoch schon C. Voit⁸¹⁾ geltend, dass in der angeblichen Leberdrüse (der Perlenmuschel) weder Zucker noch Gallensäuren oder Gallenfarbstoffe mit Hülfe der bekannten Reactionen nachweisbar sind. Die ganz vereinzelte Angabe von Sirodot⁸²⁾, welche in den Lebern von *Helix pomatia* glykocholsaures Natron nachgewiesen haben wollte, scheint auch auf einer Täuschung zu beruhen, wenigstens fand Krukenberg (l. c.) die Lebern von 46 Exemplaren von *Helix* ganz frei von Gallensäuren. Dagegen führt er allerdings an, dass Zucker „in allen Molluskenlebern meist in reichlicher Menge vorkommt“.

Hoppe-Seyler⁸⁶⁾ erkannte zuerst, dass die „Leber“ der Wirbellosen, insbesondere die der Mollusken ein Verdauungsecret liefert, was vorher schon Bronn⁸⁷⁾ vermuthungsweise aus-

gesprochen hatte, indem er mit Bezug auf die Opisthobranchier erwähnt, dass hier „die Verdauung zweifelsohne dem Magen unter der Einwirkung des Secretes der in ihm sich öffnenden Gallengefäße zukommt“. Zu dem gleichen Resultat gelangte in der Folge L. Fredericq³⁸⁾ und J. Frenzel, und zur Zeit darf diese Anschauung von der Bedeutung der Mitteldarmdrüse bei allen Wirbellosen, die sich überhaupt im Besitze eines solchen Organes befinden, als sicher festgestellt gelten. Ob die Mitteldarmdrüse dabei gleichzeitig als excretorisches Organ fungirt und in diesem Sinne der Leber der Wirbelthiere entspricht, soll hier zunächst nicht weiter untersucht werden. Jedenfalls darf es als ausgeschlossen gelten, dass sie die specifischen Gallenbestandtheile jener (Gallensäuren und Farbstoffe) liefert (vgl. Barfurth l. c.). Dagegen scheint nach den Untersuchungen von Krukenberg⁴⁰⁾, Barfurth, E. Yung und Hammarsten in der That Berechtigung vorzuliegen, von einer Analogie der Schneckenleber mit der der Wirbelthiere mit Bezug auf die Glykogenfunction zu sprechen. Der Erstere hatte bereits aus den Lebern frisch gefangener, kräftiger Exemplare von *Arion empiricorum* (ater) und *Helix pomatia* nach Brücke's Methode beträchtliche Mengen reinen Glycogens dargestellt. Barfurth bestätigte dies und vermochte auch auf mikrochemischem Wege die Verbreitung des Glykogens in den Gewebeelementen der Drüse festzustellen. Ob nun aber wirklich „die Leber der Gastropoden bei der Glykogenanhäufung eine fast ebenso hervorragende Rolle spielt, wie die Wirbelthierleber“, kann zur Zeit doch wohl nicht als ganz sichergestellt gelten, da von Seiten J. Frenzel's³⁹⁾ den Angaben Barfurth's ebenso bestimmte negative Befunde gegenübergestellt wurden. Bei anderer Gelegenheit soll auch auf diese für die Auffassung des Organes wichtige Frage näher eingegangen werden.

Von dem Gesichtspunkte aus, dass die Schneckenleber in erster Linie Verdauungsdrüse ist, erscheint zunächst die Reaction des Saftes von Interesse. E. Yung fand während der Wintermonate den ganzen vorderen Abschnitt des Darmes bei *Helix pomatia* völlig neutral; in seltenen Fällen war dieses Verhalten gleichmässig über den ganzen Darm verbreitet, doch herrschte in der Regel jenseits des Ausführungsganges der Mitteldarmdrüse eine schwach-saure Reaction. An einer andern Stelle betont Yung die saure Reaction auch im Magen der eingedeckelten Winterthiere:

„lorsqu'on ouvre un escargot au milieu de l'hiver, on trouve ordinairement dans son intestin une quantité plus ou moins considérable d'un liquide visqueux de couleur brun verdâtre, brun, gris foncé ou même noir, dépourvue de substances alimentaires, mais dans lequel flottent, des flocons d'endothelium détaché. La réaction de ce liquide est légèrement acide ainsi que celle du tissu même du foie.“

Während des Sommers ergab sich stets eine deutlich saure („franchement acide“) Reaction nicht nur der Schleimhaut des Darmes in seiner ganzen Ausdehnung, sondern auch des flüssigen Inhaltes. „C'est-là un caractère constant, quoiqu'il se manifeste avec un degré d'intensité variable. Son maximum a été constaté pendant les mois de juin et de juillet chez les escargots, qui venaient de manger et dont l'estomac était rempli de nourriture“. la réaction acide constante du suc digestif de l'*Helix* lui crée une situation à part parmi les autres Pulmonés, dont les uns digèrent seulement dans un milieu alcalin et les autres également bien dans un milieu acide ou alcalin“ (E. Yung). Auch noch an einer zweiten Stelle (l. c. S. 53) hebt Yung hervor, dass die Reaction des Magensaftes bei gefülltem Magen am deutlichsten sauer gefunden wird: „Pendant les mois d'été, juin, juillet et août, les escargots ramassés dans les bois et immédiatement ouverts monstrent généralement l'intestin largement dilaté par les aliments, végétaux baignés d'un abondant liquide brun-rougâtre ou verdâtre. La réaction de ce liquide qui est constamment déversé par le canal excréteur du foie en pleine activité est franchement acide.“ Da Pflanzensäfte vielfach sauer reagiren, so lässt sich unter solchen Umständen die saure Reaction des Mageninhaltes nicht ohne Weiteres auf das ergossene Secret beziehen, und wäre es leicht möglich, dass die gradweis verschiedene Acidität des letzteren, welche Yung fand, auf solche Umstände zu beziehen ist. Yung bediente sich zum Nachweis der Reaction eines sehr empfindlichen Lacmuspapiers. Auch Barfurth betont die saure Reaction des Darminhaltes. Er gibt an (l. c. II, S. 347), dass derselbe mehrere Stunden nach Beginn des Fressens bei *Helix*, *Arion* und *Limax* stets sauer und „reich an Zucker und Peptonen“ sei; dergleichen fand er bei mit Brot gefütterten Exemplaren von *Limax variegatus* den Darminhalt meist „stark sauer“, ebenso die Flüssigkeit in den Leberausführgängen und das Leberparenchym selbst. „Es wäre von grossem

Interesse, so fügt er hinzu, die Natur der Säure zu erforschen; aber unsere einheimischen kleinen Schneckenarten eignen sich schlecht zu solchen Untersuchungen.“

Wir sind bei unseren Untersuchungen zu etwas abweichenden Ergebnissen gelangt, indem sich herausstellte, dass die Reaktionsverhältnisse im Schneckendarm im Allgemeinen mit jenen übereinstimmen, welche ganz regelmässig, und in einer viel ausgeprägteren Weise im Mitteldarm der Larve von *Tenebria molitor* zu constatiren sind. Während der Sommermonate wurde neutrales Lacmuspapier von dem frisch aus dem Magen entnommenen braunen Saftes ausnahmslos schwach, aber deutlich geröthet, während rothes Lacmoidpapier sich immer sehr stark blau färbte. Es war dies ebenso wohl nach langem Hungern, wie nach reichlicher Fütterung der Thiere der Fall. Um über die Reaktionsverhältnisse in den einzelnen Abschnitten des Darmes noch genaueren Aufschluss zu erhalten, haben wir auch hier mit Erfolg Fütterungsversuche mit Mehl angestellt, welchem blaues Lacmuspulver beigemischt worden war. Die Thiere nehmen das feuchte Gemenge nach längerem Hungern gern und reichlich auf, und man hat dann Gelegenheit zu constatiren, dass ähnlich wie beim Mehlwurm in den vorderen Theilen des Verdauungs-Tractus (im eigentlichen Magen bis zu dem Blindsack, in welchen der Leberausführungsgang mündet), die Inhaltsmassen roth oder blauroth gefärbt erscheinen, während jenseits der Einmündungsstelle des Leberganges die rein blaue Färbung eine ausgeprägt alkalische Reaction anzeigt. Untersucht man die Inhaltsmassen des Magens genauer, so findet man neben zahlreichen rothen Lacmusparkeln auch massenhaft blaue, das Ganze durchtränkt von reichlicher, deutlich roth gefärbter, dünner Flüssigkeit. Dieselbe Erscheinung lässt sich auch dann beobachten, wenn man eine kleine Menge blaues Lacmuspulver mit etwas frisch entleertem Magensaft mischt und einige Zeit stehen lässt. Ein Theil der Körnchen färbt sich dann roth, während andere dauernd blau erscheinen. Wie dies auch zu erklären sein mag, jedenfalls handelt es sich nur um eine sehr wenig ausgeprägte saure Reaction, ungleich schwächer als im Anfangstheil des Mitteldarmes vom Mehlwurm.

Da Lacmoid selbst noch in starker Verdünnung deutlich gebläut wird und auch Cochenille mit Magensaft im Sinne einer alka-

lischen Reaction reagirt, so dürfte wohl das Vorhandensein einer freien Säure als ausgeschlossen gelten können. Aber auch saure Phosphate scheinen keine Rolle zu spielen, wie sich aus der Untersuchung der anorganischen Salze des Saftes ergibt. Während beim Mehlwurm der Reichthum des Mitteldarminhaltes an Phosphaten (und Mg) sich sofort bei Zusatz von NH_3 durch Bildung von charakteristischen Krystallen von Trippelphosphat ergibt, lässt sich im Magensaft der Schnecke H_3PO_4 überhaupt nicht und Mg nur in sehr geringer Menge nachweisen. Dies ergibt sich schon aus dem Umstande, dass es bei Vermischung des unverdünnten Magensaftes mit Magnesiamischung niemals gelingt, Krystalle von Trippelphosphat oder auch nur eine Trübung der Flüssigkeit zu erhalten.

Einige Cubikcentimeter Saft wurden mit etwas Wasser verdünnt und mit Alkohol ausgefüllt, wobei ein massiger Eiweissniederschlag entsteht. Das Filtrat wurde auf dem Wasserbad eingedampft, im Porzellantiegel völlig getrocknet, verkohlt und geglüht. Der Aschenrückstand erwies sich in Wasser nur theilweise löslich.

Die Lösung reagirte deutlich alkalisch sowohl gegen neutrales Lacmus- wie rothes Lacmoidpapier. Mit Magnesiamischung blieb sie völlig klar, und sind daher lösliche Phosphate anscheinend nicht vorhanden. Wird ein Tropfen der Lösung auf dem Objectträger langsam verdunstet, so schiessen farblose Krystallaggregate an, welche sich bei Zusatz von HCl rasch unter Gasentwicklung (CO_2) lösen. Die alkalische Reaction ist daher auf vorhandene Carbonate zu beziehen.

Der ziemlich beträchtliche, in Wasser unlösliche Aschenrest wurde mit etwas verdünnter HCl gelöst, was unter reichlicher CO_2 -Entwicklung geschieht. Die klare Lösung gibt, mit NH_3 im Ueberschuss versetzt, nur einen äusserst spärlichen Niederschlag (Ca- und Mg-Phosphat?), der in Folge dessen nicht näher untersucht werden konnte. Dagegen entsteht in der ammoniakalischen Lösung mit Ammoniumoxalat ein reichlicher weisser, undeutlich krystallinischer Niederschlag von oxalsaurem Kalk. Auf Zusatz von Natriumphosphat zum klaren Filtrat entsteht eine minimale Trübung (Mg). Bei aller durch die geringen Mengen der verfügbaren Flüssigkeit bedingten Unvollkommenheit der Untersuchung dürfte doch jedenfalls der reiche Kalkgehalt des Saftes, sowie der fast gänzliche Mangel an H_3PO_4 und Mg hervorzuheben sein. Es erscheint dies um so auffälliger, als, wie Barfurth angibt, die Mitteldarmdrüse

der Schnecken im Sommer stets sehr reich ist an Phosphaten. Es finden sich in derselben sowohl bei Helixarten, wie bei Nacktschnecken (*Arion*, *Limax*) besondere Zellen, deren Plasma dicht erfüllt ist mit kleinen, stark lichtbrechenden Körnchen, welche Barfurth nach ihren Reactionen als aus neutralem phosphorsauren Kalk (Tricalciumphosphat) bestehend ansieht („Kalkzellen“). Dieses Salz soll nun als saures Salz in das Lebersecret übergehen. J. Frenzel hat die „Kalkzellen“ bei einer grossen Zahl von Mollusken untersucht, kommt aber auf Grund gewisser mikrochemischer Reactionen der erwähnten Körnchen zu dem Resultate, dass dieselben nicht sowohl aus Tricalciumphosphat, sondern wahrscheinlich aus einer organischen Calciumverbindung bestehen. Mit unseren Befunden würde diese Auffassung besser in Uebereinstimmung zu bringen sein, doch sind wir augenblicklich nicht in der Lage, auf Grund eigener Beobachtungen ein sicheres Urtheil zu fällen. Für die vorliegende Frage der Reaction des Magensaftes genügt es gezeigt zu haben, dass Phosphate in erheblicher Menge nicht darin enthalten sind. Sehr bemerkenswerth ist wieder der ausserordentlich reiche Eiweissgehalt des in den Darm resp. Magen ergossenen Lebersecretes. Erhitzt man einen Tropfen des Saftes auf einem Objectträger, so entsteht regelmässig eine starke Trübung. Alkohol im Ueberschuss zugesetzt erzeugt einen voluminösen Niederschlag, der sich im Wasser auch dann noch zum grössten Theil auflöst, wenn er einige Tage unter Alkohol stehen blieb. Man erhält so eine trübe, bräunliche Flüssigkeit, welche sich auf Zusatz von etwas Kalilauge sofort klärt und deutliche (violette) Biuretreaction gibt. Das klare, gelbbraune Filtrat gibt mit Essigsäure schwach angesäuert einen ziemlich reichlichen, flockigen Niederschlag, der sich im Ueberschuss der Säure nicht löst, dagegen in Alkalilaugen leicht löslich erscheint. Die Lösung gibt Biuretreaction, ebenso auch das Filtrat vom Essigsäureniederschlag, welches sich beim Kochen trübt.

Auch in reinem, mit Wasser verdünntem Magensaft bewirkt Essigsäure eine deutliche Trübung, welche im Ueberschuss der Säure nicht verschwindet, und beim Kochen der sauren Flüssigkeit sehr zunimmt, besonders wenn vorher etwas Kochsalz zugesetzt wird. Selbst ziemlich stark verdünnter Saft gesteht denn fast vollkommen zu einer breiigen Masse. Dessenungeachtet gibt das klare Filtrat mit viel Alkohol versetzt neuerdings eine Trübung.

Salzsäure bewirkt schon in kleinster Menge eine starke Fällung, ebenso HNO_3 , letzterenfalls färben sich die Flocken beim Kochen gelb (Xanthoproteinreaction). Sehr auffallend ist das Verhalten des Saftes gegen Salicylsäure. Setzt man zu stark verdünntem Magensaft eine schwache Lösung der Säure (1 ‰), so entsteht sofort eine starke Trübung, was bei Anwendung unverdünnten oder nur wenig verdünnten Saftes erst dann der Fall ist, wenn sehr viel Salicylsäurelösung zugefügt wird, so dass dadurch die entsprechende Verdünnung herbeigeführt wird. Der gebildete Niederschlag erscheint in Wasser unlöslich, leicht löslich in Alkalien. Als Eiweisskörper erweist er sich durch eine deutliche Biuretprobe.

Indem wir nun zur Besprechung der überaus charakteristischen physiologischen Wirkungen des Verdauungssaftes der Schnecken übergehen, wird es nicht wohl möglich sein, die Veränderungen, welche Kohlehydrate (Stärke, Cellulose) unter dem Einfluss gewisser in dem Saft enthaltenen Enzyme erleiden, zu schildern, ohne zugleich auch das höchst auffallende Verhalten gegen Eiweisskörper wenigstens flüchtig zu streifen, zumal gerade in dieser letzteren Beziehung unsere Beobachtungen in einem vollkommenen Widerspruch mit allen bisherigen Angaben stehen. Wir behalten uns vor, hierüber in einer weiteren Mittheilung ausführlich zu berichten.

Dass dem Lebersecret der Schnecken eine ganz ausgeprägte amylytische Wirkung zukommt, wird von allen Beobachtern übereinstimmend angegeben. So bemerkt Krukenberg*), dass die Leber von *Helix pomatia* reich sei an diastatischem Enzym, während solches in den Speicheldrüsen gänzlich fehle. Bei verschiedenen Meeresschnecken fand er den „Diastasegehalt der Lebern“ wechselnd. „Die Versuche wurden mittelst der dialysirten Glycerinauszüge ausgeführt, und sie ergaben für die Lebern von *Fissurella costaria*, *Turbo rugosus*, *Doriopsis limbata*, *Doris tuberculata* und von *Lithodomus lithophagus* bei 40° C. innerhalb 2—3 Stunden nur eine zweifelhafte saccharificirende Wirkung auf gekochte Stücke. Versuche, welche mit den nicht der Dialyse unterworfenen Auszügen angestellt und durch entsprechende Begleitversuche mit den gekochten Proben controlirt wurden, liessen zwar Spuren von Diastase auch in den Lebern dieser Arten erkennen, die Mengen derselben sind aber so gering, dass sie durch eine halbtägige Dialyse in fließendem

*) Unters. a. d. Heidelb. Institut Bd. 2 S. 75. 1878.

Wasser vollständig ausgewaschen werden. In den Lebern von *Trochus zizyphinus*, *Murex brandaris* und *trunculus* misslang der Nachweis von Diastase aber auch in den nicht dialysierten Auszügen. Alle übrigen daraufhin untersuchten Mollusken-Lebern enthielten reichlich Diastase.“ (Krukenberg l. c. S. 411.) Yung (l. c. S. 52 f.) fand den Magensaft von *Helix pomatia* sowohl im Winter wie auch besonders im Sommer sehr kräftig saccharifizierend. („Son action saccharifiante sur l'empois d'amidon, la mie du pain, et la farine non hydratée, est très puissante.“) Die gleiche Wirkung zeigte auch ein Wasserextract der Leber. „La foie d'*Helix* renferme donc, en hiver comme en été, mais beaucoup plus abondamment dans cette dernière saison, un ferment analogue à celui de la salive des animaux vertébrés, qui transforme l'amidon en sucre; de plus il fabrique du sucre dans son propre tissu aux dépens vraisemblablement du glycogène, qu'il renferme. Ce ferment n'agit que très faiblement aux basses températures, en été il est beaucoup plus actif qu'en hiver ainsi qu'à la température de 37—38° C. d'une étuve. De plus l'ébullition le détruit; la réduction de l'oxyde de cuivre n'a, en effet, plus lieu si on fait bouillir préalablement le liquide dans l'éprouvette.“ (E. Yung.)

Da die Nahrung unserer Landschnecken (*Helix*) stets reich an Kohlehydraten ist, so wird man, solange im Magen Futterreste enthalten sind, kaum erwarten können, den Saft zuckerfrei zu finden, und eine Prüfung auf amylolytisches Enzym wird nur nach vorgängiger Dialyse vorgenommen werden können. In der That gibt Yung (l. c. S. 53) an, dass der Mageninhalt stets fertigen Zucker enthalte:

„On le constate en détachant sur quelques individus l'intestin antérieur jusqu'au coecum en ayant soin de ne pas entraîner des fragments du foie. Le plus avantageux pour cette opération est de poser une ligature aussitôt l'animal ouvert, au niveau des deux points extrêmes, puis de couper en arrière des ligatures; avec quelques précautions on isole ainsi l'estomac et son contenu sans rien en perdre. Puis, en place les intestins dans une éprouvette avec un peu d'eau, on délaie, on filtre et l'on essaie le liquide filtré à la liqueur cupro-potassique. Ce même liquide, débarrassé de son sucre dans un dialyseur minuscule, conserve le ferment diastatique, qui lui permet de saccharifier de l'empois d'amidon en moins d'une heure

à la température ordinaire.“ (E. Yung.) Nach Brotfütterung fand auch Barfurth (l. c.) den Inhalt des Darmes „grauweiss und sehr zuckerreich“.

Da fast alle unsere Versuche mit dem Magensaft länger hungerner Schnecken, aber doch solcher Individuen angestellt wurden, deren Magen sich bereits wieder vollkommen entleert hatte (was in der Regel nach etwa 24 Stunden der Fall zu sein pflegt), so kam es darauf an zu untersuchen, ob auch dann das ergossene Lebersecret merklich zuckerhaltig ist. Zu diesem Zwecke wurde der Magensaft von Schnecken, die mindestens einen Tag gehungert hatten, mit Wasser etwas verdünnt, und nach schwachem Ansäuern mit Essigsäure gekocht, wobei der grösste Theil der Eiweisskörper ausfällt. Bei Zusatz von Alkohol entsteht noch ein weiterer Niederschlag, der abfiltrirt wird. Das auf das Wasserbad eingeengte Filtrat erwies sich fast immer zuckerfrei, indem bei Anstellung der Trommer'schen Probe keine Reduction erfolgte. Nur bei sehr starker Einengung wurde einmal eine schwache Reduction beobachtet. Doch spielt dies gar keine Rolle gegenüber der ausserordentlich starken saccharificirenden Wirkung des Saftes. Es lag daher unter diesen Umständen keine Veranlassung vor, den Saft zunächst der Dialyse zu unterwerfen, und konnte nach Zusatz desselben zu Stärkelösung das Auftreten einer starken Reduction als beweisend für die enzymatische Spaltung der Stärke angesehen werden.

In je 20 ccm Stärkekleister (1,0 Stärke auf 100 ccm H_2O) wurden in einem Versuch 0,5, in einem andern 0,2 ccm unverdünnten Magensafts gegeben. Schon nach 15 Minuten zeigte sich in der ersten Probe bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eine sehr merkliche Klärung der opalisirenden Lösung, bei Jodzusatz entsteht zunächst Violett, später Rothfärbung, mit Fehling'scher Lösung starke Ausscheidung von Kupferoxydul. In der zweiten, weniger Magensaft enthaltenden Probe treten die gleichen Veränderungen merklich später ein (nach etwa 30 Minuten), und auch nach 24stündigem Stehen im Brutofen (bei $30^{\circ} C.$) erfolgt mit Jod noch deutliche Rothfärbung (Erythrodextrin). Um dieselbe Zeit liefert die Phenylhydracinprobe schon nach 20 Minuten langem Erhitzen im Wasserbad eine starke Ausscheidung von Krystallen, welche bei mikroskopischer Untersuchung die für das Glykosazon charakteristischen Formen (Nadelbüschel) zeigen. Es kann hiernach kein Zweifel sein,

dass in dem Saft ein sehr energisch wirkendes, Stärke spaltendes Enzym enthalten ist, und dass als Endproduct des Processes Traubenzucker entsteht. Da die Möglichkeit besteht, dass vorher Maltose gebildet und dann erst invertirt wird, so haben wir nicht unterlassen, die Wirkung des Secretes auf Maltose, sowie auch auf Saccharose-Lösungen zu prüfen. Es ergab sich, dass eine an sich nicht reducirende Lösung von Rohrzucker, mit etwas frischem Magensaft versetzt, schon nach ganz kurzer Zeit (15 Minuten) energisch reducirt.

Stärkeköerner als solche werden naturgemäss viel schwerer angegriffen, und ist zu ihrer völligen Lösung viel mehr Zeit erforderlich. Barfurth (l. c. S. 332) theilt in dieser Beziehung eine interessante Beobachtung mit. Nach Brotfütterung fand er, wie schon erwähnt, den Inhalt des Darmes bei Schnecken (*Helix*, *Limax*) grau-weiss und sehr zuckerreich. „Der Anfangsdarm und Magen waren dabei durch den mit viel Flüssigkeit versehenen Nahrungsbrei sehr stark ausgedehnt, auch die Ausführungsgänge der Leber und die Leberfollikel selber waren durch die angesammelte Flüssigkeit sehr stark erweitert, und in mehreren Fällen hatte der Nahrungsbrei sich bis in die kleineren Gallengänge und sogar bis in das Lumen der Leberfollikel selber verbreitet. Dies ergab sich sehr deutlich aus der Untersuchung von in Alkohol gehärteten Lebern. Schnitte von solchen, mit Jodlösung behandelt, wiesen im Innern der Leberfollikel grosse Mengen unversehrter oder halbverdauter Stärkeköerner auf.“ Diese letzteren färben sich nach Barfurth „blassblau, mit einem Stich in's Violette und zeigen ein eigenthümliches Aussehen: In der Mitte erscheint eine Höhlung (Kern), von der Fortsätze ausgehen; manchmal erscheint in der Mitte ein dunkler Halbmond, oft sieht man nur ein Auseinanderweichen der Schichten. Die Peripherie zeigt einen hellen Samen“. Wie Barfurth richtig bemerkt, handelt es sich hier um nichts Anderes, als um die auch beim Keimungsprocess stärkeführender Saum auftretenden „Corrosionsfiguren“, welche sich in ebenso charakterischer Weise im Mitteldarminhalt des Mehlwurms finden. Auch Yung (l. c.) findet, dass Stärke in Substanz, d. h. in fester Form verdaut wird. („Si, au lieu d'empois d'amidon, on place dans le tube qui contient le liquide ferment de la farine en poudre ou des fragments de mie de pain, la transformation s'effectue également, mais elle ne devient bien nette qu'après plusieurs heures“, l. c. S. 54.)

Am besten lassen sich die Veränderungen, welche Stärkekörner unter dem Einfluss des Lebersecretes der Schnecken erleiden, untersuchen, wenn man eine kleine Probe auf dem Objectträger mit einem Tropfen des unverdünnten Saftes eindeckt und das Präparat dann in einer feuchten Kammer vor Verdunstung geschützt bei entsprechender Temperatur (30° C.) aufbewahrt. Weizenstärke wird unter diesen Umständen schon nach 24 Stunden vollkommen aufgelöst, nachdem die einzelnen Körner vorher in ähnlich charakteristischer Weise corrodirt worden sind, wie dies auch im Mitteldarm des Mehlwurmes geschieht.

Nimmt man zu dem Versuch statt Mehl einen dünnen Schnitt aus dem stärkeführenden Endosperm eines Weizenkornes, so lassen sich sofort zwei sehr bemerkenswerthe Thatsachen constatiren: erstlich die rasche Lösung der Zellmembranen, welche stets erfolgt, bevor die eingeschlossenen Stärkekörner überhaupt nur merklich angegriffen werden, und dann das Zurückbleiben eines ziemlich weitmaschigen Netzwerkes, in welchem offenbar die Stärkekörner eingebettet lagen. Dieses „Plasmanetz“ tritt in einer noch viel charakteristischeren Weise hervor, wenn recht dünne Schnitte aus Maiskörnern verdaut werden. Hier liegen bekanntlich die polyedrischen Stärkekörner so dicht zusammengepackt, dass sie sich gegenseitig abplatten, und „nur durch ganz zarte Plasmaplatten von einander getrennt werden“. (Zimmermann in Schenk's Handb. d. Botan. III 2 S. 579.) Behandelt man einen solchen Schnitt auf dem Objectträger mit Kalilauge oder H_2SO_4 , so tritt nach Lösung der Stärke das Netzwerk in Gestalt eines zarten Gitters auf das Schönste hervor. Genau die gleichen Bilder erhält man nun auch bei Verdauung von Maiskornschnitten mit Schneckenmagensaft (Fig. 1). Da die Widerstandsfähigkeit dieser Netze gegen chemische Reagenzien eine sehr auffallende ist, so haben wir nicht unterlassen, uns noch durch besondere Versuche zu vergewissern, dass es sich wirklich um Eiweiss-substanzen handelt. Von Kalilauge oder H_2SO_4 werden sie, wie schon bemerkt, nicht angegriffen. Jodjodkaliumlösung färbt sie braungelb; ebenso Jod + H_2SO_4 ; die Prüfung mit Millons Reagens fiel negativ aus, dagegen ergab Behandlung mit einer sehr wirksamen Trypsinlösung nach 24 Stunden (bei 30° C.) unverkennbare

Anzeichen von Verdauung; noch besser wirkte ein Wassereextract des Mitteldarminhaltes von mehreren Mehlwürmern, in welchem die Netze fast völlig gelöst werden. (Die betreffenden Präparate waren vorher zur Entfernung der Stärke mit Schneckensaft behandelt worden.) Es ergibt sich hier, wie man sieht, ein sehr auffallender Gegensatz zwischen der Verdauungsflüssigkeit des Mehlwurms und der Schnecke hinsichtlich der Einwirkung auf Eiweisskörper, welche, wie sich auch noch in der Folge zeigen wird, von dem letzteren so gut wie gar nicht angegriffen werden.

Während Weizen-, Roggen-, Mais- und Reisstärke vom Schneckensaft leicht und rasch gelöst werden, gilt das Gegentheil von der Kartoffelstärke, deren Körner auch bei lange andauernder Einwirkung anscheinend ganz unverändert bleiben. Die rasche und vollständige Lösung der Cellulosemembranen (in der Regel schon nach 2—3 Stunden) ist unter diesen Umständen um so bemerkenswerther. Dass übrigens gerade die Kartoffelstärke sich durch eine besondere Resistenz gegen amylolytische Enzyme auszeichnet, ist auch schon von anderer Seite hervorgehoben worden. So fand Hammarsten (42), dass, wenn verschiedene Stärkesorten in rohem Zustande mit gemischtem Mundspeichel vom Menschen in Berührung kommen, die Zeit, in welcher die Umbildung in Zucker vor sich geht, verschieden ist; am längsten dauert es bei der Kartoffelstärke. Es muss dies mit der Structur der Körner zusammenhängen, da Unterschiede der Zeit, welche zur Umbildung von Kleister aus verschiedenen Stärkesorten in Zucker erforderlich war, sich nicht constatiren liessen.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergibt sich, dass das Secret der Schneckenleber ein Enzym enthält, welches auf die Membranen der stärkeführenden Endospermzellen der Gramineen sowie auf die Zellwände der Kartoffelknollen so ausserordentlich energisch lösend wirkt, dass gewiss von einer Identität desselben mit gewöhnlicher Diastase gar nicht die Rede sein kann und eine besondere „Cytase“ unter allen Umständen angenommen werden muss. Jeder Zweifel wird aber ausgeschlossen durch die im Folgenden mitzutheilenden Versuche über das Verhalten verschiedener „Reservecellulosen“ bei Behandlung mit frischem Schneckenmagensaft.

Wie in der Einleitung bereits bemerkt wurde, haben die bisherigen Versuche, die mächtig verdickten Zellwände des Dattelendosperms durch Diastaselösungen oder wässrige Extracte von Dattelendosperm oder Dattelskotyledonen zur Lösung zu bringen im Allgemeinen nur wenig befriedigende Resultate ergeben. Nicht nach Tagen, sondern nach Wochen, ja Monaten bemisst sich die Zeit, welche nach Grüss erforderlich war, um merkliche Lösungserscheinungen an Schnitten oder Stücken von Dattelendosperm durch Malzdiastase hervorzurufen. Um so überraschender ist daher die geradezu erstaunliche Energie, mit welcher Schneckenmagensaft nicht nur auf das hornige Dattelendosperm, sondern ganz ebenso auch auf die noch widerstandsfähigere Reservecellulose der Steinnuss (*Phytelephas macrocarpa*), ferner der Kaffeebohnen, Lupinensamen, sowie auf die aus „Amyloid“ bestehenden Verdickungsschichten der Endospermzellen von *Tropaeolum* einwirkt.

Bringt man einen möglichst dünnen Schnitt aus einem Dattelskern mit etwas unverdünntem Magensaft auf einen Objectträger, bedeckt mit einem Deckglas, und setzt nun das Präparat in einer feuchten Kammer einer Temperatur von etwa 30° C. aus, so lassen sich schon nach kürzester Zeit ($\frac{1}{2}$ —1 Stunde) ganz charakteristische Veränderungen der Zellen erkennen. Während die Zellgrenzen am normalen Präparate in der Regel gar nicht oder nur stellenweise schwach angedeutet innerhalb der ziemlich stark lichtbrechenden Masse der Verdickungsschichten hervortreten, ist dies im ersten Stadium der Verdauung wesentlich anders. Man sieht dann allorts die Zellgrenzen in Gestalt schmaler, bei tiefer Einstellung heller, bei hoher dunkler Spalten markirt, sodass erst jetzt das typische Bild eines „Parenchyms“ auf den ersten Blick entgegentritt. Nur hier und da, namentlich an Stellen, wo zwei Tüpfelcanäle auf einander stossen, lassen sich anscheinend Reste der Mittellamelle in Form kleiner, ganz schmaler Streifen einer dunkelkörnigen Masse erkennen (Fig. 3). Man gewinnt daher durchaus den Eindruck, dass jene zunächst angegriffen und gelöst wird, was mit Rücksicht auf später noch mitzutheilende Erfahrungen besonders zu betonen ist. Zu dieser Zeit ist an den Verdickungsschichten selbst noch keine Veränderung zu bemerken. Das Bild, welches ein Dattelschnitt in diesem Stadium der Verdauung bietet, erinnert durchaus an das Verhalten, welches nach Reiss (l. c. S. 726) die ebenfalls

stark verdickten Zellen des Endosperms von *Asparagus officinalis* nach Behandlung mit Kupferoxyd-Ammoniak darbieten. Der Brechungsindex der ursprünglich kaum sichtbaren Mittellamellen wird dadurch so sehr herabgesetzt, dass dieselben zwischen den stark lichtbrechenden Verdickungsschichten „wie tiefe Furchen“ erscheinen. Doch scheint es sich in diesem Falle nicht um eine wirkliche Lösung zu handeln, da sie durch gewisse Tinctionsmittel noch sichtbar zu machen sind. In unserem Falle wird man aber an einem wenigstens theilweisen „Ausfressen“ der Mittellamelle um so weniger zweifeln können, als die Begrenzung der Spalträume vielfach eine unregelmässig buchtige ist (vgl. Fig. 3). Wenig später (etwa nach 2 Stunden) erscheinen nun auch die Verdickungsschichten in unverkennbarer Weise verändert. An den dünnsten Stellen der Schnitte findet man dann die einzelnen Zellindividuen noch schärfer von einander abgegrenzt, indem einerseits die erwähnten Spalträume sich noch erheblich verbreitert haben, während andererseits auch der Auflösungsprocess der Verdickungsschichten von Innen her begonnen hat. Die Mittellamellen treten nun stellenweise noch schärfer bei hoher Einstellung als hellglänzende, bei tiefer aber als dunkle Streifchen hervor. Nur ausnahmsweise ist dies in der ganzen Circumferenz einer Zelle der Fall; zumeist erscheinen sie bloss als Grenzlinien von zwei Tüpfelcanälen.

Handelt es sich um einen annähernd senkrecht zur Achse der länglichen Zellen geführten Schnitt, so bietet er in diesem Stadium das zierliche Bild von ziemlich breiten, fast kreisrunden Ringen dar, deren Substanz noch ein ziemlich gleichmässiges, starkes Lichtbrechungsvermögen besitzt. Nur hier und da zeigen sich die Zellringe bereits von einer meist ziemlich breiten Lücke durchbrochen. Stellenweise lassen sich auch, ohne dass die Substanz der Zellwand eine merkliche Quellung erfahren hätte, die einzelnen Verdickungsschichten in Form einer nur zart angedeuteten concentrischen Schichtung erkennen (Fig. 4), was bekanntlich an normalen Präparaten niemals der Fall ist. Sehr interessant gestalten sich dann die weiteren Fortschritte des Lösungsprocesses, der unter den erwähnten Umständen meist schon nach 12 Stunden zur völligen Zerstörung eines selbst ziemlich dicken Schnittes führt. An Querschnitten findet man nach etwa sechsstündiger Einwirkung unverdünnten Saftes (bei 30° C.) die erwähnten Zellringe, soweit sie aus stark

lichtbrechender Substanz bestehen, noch mehr reducirt. Sie sind nicht nur viel schmaler geworden, sondern erscheinen auch an vielen Stellen nicht mehr zusammenhängend. Meist erkennt man an dem in Glycerin liegenden Präparat nur noch einzelne Stücke oder halbmondförmige Segmente der ursprünglich geschlossenen Ringe, welche anscheinend vielfach ausser allem Zusammenhang stehen. Bei sorgfältiger Regulirung der Beleuchtung lässt sich aber leicht feststellen (besonders bei Untersuchung in der ursprünglichen Verdauungsflüssigkeit), dass die Ringe, ja überhaupt die ganze ursprüngliche Form der Zellen noch fast unverändert erhalten sind und nur das starke Lichtbrechungsvermögen verloren haben, indem offenbar gewisse Stoffe herausgelöst oder wenigstens chemisch verändert worden sind. Der zurückbleibende Rest erscheint als eine ausserordentlich blasse, homogene Substanz von fast demselben Lichtbrechungsvermögen wie das umgebende Medium, so dass sie bei flüchtiger Beobachtung leicht ganz übersehen werden kann (Fig. 5). Um so auffallender machen sich dann die namentlich in den Tüpfelscheidewänden noch immer erkennbaren Ueberreste der Mittellamelle als dunkle etwas körnige Streifchen bemerkbar. Untersucht man die Reste stark lichtbrechender Substanz mit guten Systemen (Apochromaten), so lässt sich vielfach eine eigenthümlich matte, rauhe Beschaffenheit der Oberfläche erkennen, auch findet man an vielen Stellen die innere Begrenzungslinie nicht glatt, sondern deutlich gezähnelte oder wohl auch die ganze Dicke der Substanz von feinen Radiärstreifen durchsetzt, Bilder, welche dann lebhaft an die von Reiss in andern Fällen beschriebenen „Corrosionsstacheln“ erinnern. Allmählig wird nun auch die blasse Grundsubstanz der verdickten Zellwände aufgelöst, so dass der Zusammenhang der Zellen an vielen Stellen, namentlich am Rande dünner Schnitte gelockert und bei der geringsten mechanischen Einwirkung ganz aufgehoben wird. Man findet dann in der das Präparat umgebenden Flüssigkeit nur noch einzelne kleinere oder grössere Stücke schwimmend, welche vor Allem durch kleine Reste der stark lichtbrechenden Substanz kenntlich sind, bis schliesslich auch sie verschwinden (Fig. 6).

Verfolgt man diese Vorgänge, wie sie sich in rascher Folge bei Einwirkung des Lebersecretes unserer Landschnecken auf Dattelendosperm entwickeln, mit der Schilderung, welche Reiss (l. c.) von den die Keimung begleitenden Veränderungen desselben Gewebes

gegeben hat, so tritt eine weitgehende Uebereinstimmung in ganz unverkennbarer Weise hervor. In beiden Fällen handelt es sich nicht um Quellung und nachherige Lösung der Verdickungsschichten im Sinne von Sachs, sondern um ein „Abschmelzen“ derselben, nachdem sie vorher ihr starkes Lichtbrechungsvermögen von Innen her verloren haben (vgl. die oben gegebene Beschreibung nach Reiss). Nur in einer Hinsicht weichen unsere Befunde von jenem von Reiss ab, und zwar in Bezug auf die Mittellamelle. Wir sahen dieselbe in der Regel zuerst angegriffen werden, und nur hier und da (besonders in den Tüpfelscheidewänden) entgehen Theile davon dem Auflösungsprocess. Niemals gelang es, nach völliger Lösung eines Schnittes auch nur die geringsten Spuren der Mittellamellen nachzuweisen, und auch vorher liessen sich in keinem Falle Parteen auffinden, welche, wie es Reiss allerdings nur äusserst selten sah, nur noch aus Mittellamellen bestanden hätten. Es ist dies um so bemerkenswerther, als ein anderes celluloselösendes Enzym, welches wir im Secret der Mitteldarmdrüse (sogenannte Leber) des Flusskrebsses auffanden, gerade in der erwähnten Hinsicht typisch verschieden wirkt. Behandelt man einen Querschnitt durch einen Dattelkern statt mit dem Magensaft der Schnecke mit einem Tropfen der braunen Flüssigkeit, welche sich in der Regel im Magen des Krebses findet, so hat man hier wie dort sehr bald Gelegenheit, ganz charakteristische Veränderungen der Zellwände zu constatiren.

In beiden Fällen besteht der erste erkennbare Erfolg in dem scharfen Hervortreten der Zellgrenzen; während aber durch das Schneckensecret in Folge der raschen Lösung der Mittellamelle feine, helle Spalten erzeugt werden, treten bei Anwendung von Krebsaft gerade die Mittellamellen als stark glänzende, bei hoher Einstellung helle, bei tiefer dunkle Linien hervor, welche sich von den angrenzenden Verdickungsschichten um so deutlicher abheben, als diese, ohne zunächst gelöst zu werden, ganz gleichmässig ihr starkes Lichtbrechungsvermögen verlieren und verblassen. Nirgends bemerkt man jene stark glänzenden Segmente und Ringstücke, welche durch das Schneckenenzym erzeugt werden und hier so zu sagen als Einlagerungen in die blasse, homogene Grundsubstanz erscheinen. Diese sowohl, wie die Mittellamellen

werden schliesslich aufgelöst, die letzteren aber merklich später, so dass man an den dünnsten Stellen eines Präparates sehr oft Gelegenheit hat, völlig isolirte Stücke oder ganze Netze von Mittellamellen zu sehen. Das Vorkommen eines celluloselösenden Enzyms beim Flusskrebs, dessen Hauptnahrung zweifellos eine thierische ist, erscheint zunächst sehr auffallend, doch ergab sich, dass gelegentlich auch Pflanzentheile verzehrt werden. In dem von W. Dröscher-Schwerin im Auftrag des D. Fischerei-Vereins herausgegebenen Buche „Der Krebs und seine Zucht.“ Berlin 1890/91 finden sich S. 27 folgende Angaben betreffs der Nahrung des Krebses: „Wenn seine Nahrung zum grössten Theil auch thierischen Ursprungs ist, so frisst er doch auch zur Abwechslung oder aus Mangel an genügender thierischer Nahrung Wurzelstöcke und junge Triebe von Seerosen, Schilf, Rohrkolben und andere Wasserpflanzen. Kalkhaltige Pflanzen, wie Armleuchtergewächse soll er besonders bevorzugen. Seine eigentliche Nahrung ist jedoch thierischer Natur. Alle pflanzliche Kost dient ihm nur zur Abwechslung und als Nothbehelf.“

Wie zu erwarten war, nimmt die Energie der Wirkung beider Enzyme, der Schnecken- wie der Krebs-„Cytase“, mit sinkender Temperatur erheblich ab. Zu einer Zeit, wo bei 30° C. ein dünner Dattelschnitt im unverdünnten Schneckensaft fast völlig gelöst erscheint und höchstens noch Bruchstücke vorgefunden werden, hat bei gewöhnlicher Zimmertemperatur kaum das erste Stadium der Celluloseverdauung mit der Bildung der hellen Spalträume begonnen. In anderer Beziehung weicht aber das Cellulose-Enzym in ziemlich auffallender Weise von andern Verdauungsenzymen ab. Dies gilt vor Allem hinsichtlich der grossen Bedeutung, welche hier offenbar die Menge des Fermentes auf die verdauende Wirkung der betreffenden Flüssigkeit besitzt. In der Regel macht sich schon bei geringen Verdünnungsgraden des frischen Magensaftes eine ganz auffällige Schwächung seiner lösenden Kraft bemerkbar, die sich vor Allem in einer sehr bedeutenden Verzögerung der Verdauung äussert. Ueber eine 20fache Verdünnung hinausgehen erscheint im Allgemeinen nicht gerathen.

In besonders störender Weise macht sich dieser Umstand bemerkbar, wenn es behufs Untersuchung der bei der enzymatischen Celluloselösung gebildeten Spaltungsproducte darauf ankommt, grössere Mengen von Material zu verdauen, was bekanntlich bei den

gewöhnlichen proteolytischen (peptischen oder tryptischen) Enzymen keinerlei Schwierigkeiten begegnet. Auch lässt sich leicht zeigen, dass die stärkelösende Wirkung des Schneckenmagensaftes nicht annähernd in gleichem Grade von der Verdünnung abhängt, wie dessen Fähigkeit Reservecellulosen zu spalten. Freilich sind die Versuche insofern nicht direct vergleichbar, als es sich im einen Falle (Stärke) um Lösungen (verdünnter Kleister), im andern aber um feste Substanz handelt. Dessenungeachtet wird man hierin einen weiteren Grund dafür finden dürfen, dass die beiden Wirkungen durch specifisch verschiedene Enzyme veranlasst werden, um so mehr als das unverdünnte Secret Cellulose viel früher und energischer angreift als Stärkekörner. — Wie beim Mehlwurm, so zeigte sich auch hier der Einfluss der Reaction des Secretes auf dessen verdauende Wirkungen nicht von so ausschlaggebender Bedeutung, wie man nach den bisherigen Angaben hätte erwarten sollen. Wir haben bei unseren Versuchen in der Regel von allen künstlichen Zusätzen abgesehen, von der Ueberzeugung geleitet, dass der natürliche Saft wohl die günstigste Zusammensetzung besitzen würde. Diese Erwartung hat sich denn auch in der That in allen Fällen bestätigt. Doch lässt sich andererseits leicht zeigen, dass weder das Vorhandensein einer freieren Säure noch eines Alkali die Wirkung des celluloselösenden Enzymes zu hindern vermag, wenn eine gewisse Grenze nicht überschritten wird.

Fügt man einigen Tropfen Schneckenmagensaft so viel Na_2CO_3 zu, dass rothes Lacmuspapier stark gebläut wird, so lässt sich im Vergleich zu unvermischem Saft zwar eine merkliche Herabsetzung der verdauenden Kraft constatiren, doch wird dieselbe erst bei viel mehr Alkali ganz aufgehoben. Bringt man von drei gleich grossen Dattelschnitten den einen in Schneckensaft, welcher mit ein wenig Essigsäure angesäuert wurde*), den zweiten in normalen unverdünnten und endlich den dritten in alkalisch gemachten Saft (mit Na_2CO_3) und setzt alle drei Präparate gleichzeitig einer Temperatur von 30°C . aus, so findet man nach 12 Stunden die Cellulose in dem normalen und sauren Präparat

*) Man muss dabei sehr vorsichtig sein, da sonst, wie erwähnt, eine bleibende Eiweissfällung entsteht; es ist sehr auffallend, dass Krukenberg nirgends dieser Schwierigkeit beim Ansäuern des Lebersecretes der Schnecken gedenkt, und nur einmal erwähnt, es „dürfe“ bei Zusatz von 0,2 % HCl zu einem Glycerine-tract von Helixlebern kein Niederschlag entstehen!

völlig gelöst, und nur in dem alkalischen sind geringe Reste davon erhalten geblieben. Ueberall findet man den Zellinhalt (Plasma) völlig unverändert erhalten. Durch Eintrocknen scheint die Wirksamkeit der Cytase gar nicht zu leiden. Wenigstens erwies sich eine Portion Saft, der über 14 Tage in einem Uhrschälchen eingetrocknet war, beim Wiederauflösen in etwas Wasser ausgezeichnet wirksam.

Mit Rücksicht auf die am Dattelendosperm gemachten Erfahrungen war es von besonderem Interesse, die Wirkungen des Saftes auch an dem ungleich widerstandsfähigeren, knochenharten Endosperm von *Phytelephas* (Steinnuss) zu erproben. Hinsichtlich des Baues gleichen bekanntlich die enorm verdickten Zellen durchaus jenen der Dattel (Fig. 8). Auch hier erscheint die Substanz der Verdickungsschichten ganz homogen und stark lichtbrechend.

Unterwirft man nun einen Schnitt oder Schliff des „vegetabilischen Elfenbeins“ auf dem Objectträger bei 30° C. der Verdauung mit einem Tropfen des unverdünnten, dem Magen einer hungernden *Helix pomatia* entnommenen Saftes, so machen sich deutlich sichtbare Veränderungen immer erst viel später bemerkbar als bei einem Dattelschnitt, sind aber schliesslich ebenso ausgeprägt wie hier. Wieder constatirt man zunächst das Auftreten von hellen Spalträumen entlang den Grenzlinien der aneinander stossenden Zellen (Fig. 9), welche offenbar durch Lösung der Mittellamelle entstehen und sich in der Folge mehr und mehr verbreitern. Besonders an den Stellen der Tüpfelscheidewände entstehen dann grössere Lücken (Fig. 10), von welchen aus die Substanz der Verdickungsschichten mehr und mehr angenagt wird. Sehr bemerkenswerth sind die Veränderungen, welche diese letzteren selbst erleiden. An Stelle der homogenen Beschaffenheit tritt viel deutlicher als beim Dattelendosperm ein eigenthümlich rauhes, poröses Aussehen. Bekanntlich hat Bütschli⁴²⁾ schon vor längerer Zeit darauf hingewiesen, dass auch Cellulosemembranen unter gewissen Umständen eine wabige Structur erkennen lassen. Er untersuchte die Wand von *Caulerpa prolifera*, sowie Baumwollfasern, Leinenfasern und Bastzellen von *Nerium Oleander*. Ausserordentlich klare und schöne Bilder, welche durchaus zu Gunsten einer derartigen Structur sprechen, haben wir bei Verdauung von Steinnusschnitten mit Schneckensaft erhalten (Fig. 11); auch bei Präparaten vom Dattelendosperm lassen sich Andeutungen davon erkennen.

An Stellen, wo der Lösungsprocess am weitesten fortgeschritten ist, bemerkt man bei Anwendung starker Vergrösserungen mit grosser Deutlichkeit eine feinwabige Structur, auf welche in erster Linie das rauhe, körnige Aussehen der Substanz verdauter Schnitte zu beziehen ist. An vielen Stellen findet man auch Andeutungen einer concentrischen Schichtung der mächtig entwickelten Zellwände in Form hellerer und dunklerer (mehr oder weniger dichter) Bänder oder Streifen. Die ersten Andeutungen beginnender Verdauung machen sich unter den erwähnten Umständen kaum früher als nach 12 Stunden bemerkbar, also zu einer Zeit, wo Dattelschnitte in der Regel schon fast völlig gelöst erscheinen. Erst nach etwa 24 Stunden beginnen dünne Schnitte des Steinnussendosperms in Stücke zu zerfallen, welche nun immer dünner werden und schliesslich verschwinden (Fig. 10).

Sozusagen in kleinerem Maassstabe wiederholt sich das Structurbild des Dattel- und Steinnussendosperms in den Samen von *Tropaeolum*. „An Schnitten durch die Kotyledonen der ruhenden Samen sieht man, wie Reiss (l. c. S. 734) richtig beschreibt, die Wände der isodiametrischen Zellen ausserordentlich stark verdickt. Der Umriss jeder einzelnen Zelle ist polygonal. Je zwei benachbarte Zellen stehen durch 1 oder 2 Tüpfel miteinander in Verbindung. Zwischen je 2 Tüpfeln erscheint die Verdickungsmasse als ein Plock von elliptischem oder schwach bisquitförmigem Umriss. In den Ecken, an welchen sich je 3 Kotyledonzellen begegnen, gleicht die Verdickungsmasse gewissen Formen des Collenchyms, doch ist es eine auffällige und ausnahmslose Erscheinung, dass die Mitte dieser Verdickungsmasse von einem ziemlich weiten dreiseitigen Intercellularraum eingenommen wird. Bemerkenswerth ist auch, dass die Mittellamelle ohne vorhergehende Behandlung der Schnitte überall deutlich als eine feine Linie hervortritt“ (Reiss). Bekanntlich bestehen die Verdickungsschichten in diesem Falle nicht eigentlich aus Cellulose, sondern aus dem schon mit Jod allein sich bläuenden Amyloid. Die Lösung desselben durch Schneckeneytase erfolgt nun ungleich leichter als die der Resavecclulose in den vorgenannten Fällen. Die histologischen Veränderungen sind aber durchaus ähnliche, wie ein Blick auf die beigegegebene Fig. 13 ohne Weiteres erkennen lässt. Schon nach $\frac{1}{2}$ —1 Stunde lassen sich (bei 30°) ganz ausgeprägte Corrosionserscheinungen an den dünnsten Stellen eines Schnittes erkennen, die sich jedoch in manchen Punkten

etwas anders gestalten als nach der Schilderung von Reiss beim Keimungsprocess. Während hier „zahllose, dicht gedrängte Corrosionscanäle in die Zellwand eindringen,“ bewirkt das Schneckenenzym offenbar sofort eine viel energischere Zerstörung und Lösung, so dass schon nach ganz kurzer Zeit nur noch Inseln stark lichtbrechender Substanz erkennbar bleiben, welche aber bemerkenswerther Weise das Lumen der Zellen begrenzen, während sich beiderseits von der Mittellamelle breite helle Spalträume befinden; dessgleichen erscheinen die Porencanäle sehr erweitert, so dass der Lösungsvorgang offenbar, wie bei der Dattel und der Steinnuss nicht von der Oberfläche der Verdickungsschichten, sondern von Innen her um die Mittellamelle herum beginnt; daher erscheinen auch die Intercellularräume in den Ecken der Zellen zu rundlichen Hohlräumen ausgeweitet (Fig. 14).

Gerade umgekehrt wie bei der Keimung findet man demnach vielfach eine helle, schwach lichtbrechende Masse von einer stark lichtbrechenden Rindenschicht umhüllt. Benachbarte Porencanäle fliessen schliesslich, wie sich besonders bei Ansicht von der Fläche zeigt, zu ganz flachen, mit buchtigen Rändern versehenen, muldenförmigen Vertiefungen zusammen (Fig. 14), die von der Seite her kaum noch zu erkennen sind, da ihre Ränder nur noch wenig überragen, sodass die stark lichtbrechende Mittellamelle beiderseits nur noch von einer ganz dünnen Lage der früheren Verdickungsschichten überzogen scheint (Fig. 14). Schliesslich (meist schon nach 5—6 Stunden) wird auch sie aufgelöst und bleibt von einem solchen Schnitt nichts übrig als der plasmatische Inhalt der Zellen. In demselben lassen sich innerhalb einer feinkörnigen Grundsubstanz viele kleinere und grössere Fetttropfen, sowie vielfach auch nadelförmige Krystalle erkennen.

Aus einer ähnlich leicht angreifbaren Reservecellulose (nicht Amyloid) bestehen die ebenfalls stark verdickten Wände der Endospermzellen von *Lupinus* und *Coffea*. Von den letzteren gibt Fig. 15 ein Bild. Man sieht die Porencanäle nicht eigentlich als solche, sondern in Form grubiger Vertiefungen angedeutet, so dass die Wand von zwei an einander stossenden Zellen von der Seite gesehen das Bild eines in regelmässigen Abständen knotig verdickten Stabes bietet. Die Mittellamelle sieht man an keiner Stelle angedeutet, ebensowenig eine Schichtung, vielmehr erscheint die Substanz der Zellwände völlig homogen und von eigenthümlich mattem Glanze. Von Schneckenmagensaft wird diese Reservecellulose ausser-

ordentlich rasch und energisch angegriffen. Schon nach 1 Stunde (unverdünnter Saft und 30° C.) findet man an dünnen Schnitten das knotige Gerüst der Zellwände sehr stark reducirt, die Tüpfelscheidewände allenthalben durchbrochen, die stark lichtbrechende Substanz wie abgeschmolzen, und am Rande des Schnittes grösstentheils schon völlig aufgelöst. Mittellamellen waren nirgends mit Sicherheit zu erkennen (Fig. 16).

Viel complicirter als in den zuletzt erwähnten Fällen gestaltet sich der Lösungsprocess der Zellwand bei den ebenfalls stark verdickten Kleberzellen des Weizens. Ein sehr geeignetes Versuchsmaterial liefern jene Stückchen Weizenkleie, welche an der Innenfläche nur mit einer einschichtigen Lage solcher Zellen überkleidet sind. Man erkennt dann bei mikroskopischer Untersuchung von der Fläche her die stark lichtbrechenden, meist etwas gelblichen Zellwände, welche wie dicke Rahmen den dunklen Inhaltsballen umschliessen, dessen Hauptbestandtheile Eiweisskörper (Aleuronkörner) und Fett sind. Die Verdickung der Wand ist eine ziemlich gleichmässige, nur hier und da erkennt man ganz schmale Porencanäle. In den Ecken der polygonal begrenzten Zellen ist die Wanddicke etwas beträchtlicher. Die Grenzlinien von je zwei sich berührenden Zellen ist in der Mehrzahl der Fälle deutlich zu erkennen (Fig. 17). Behandelt man ein derartiges Präparat in der oben angegebenen Weise auf dem Objectträger mit dem unverdünnten Saft aus dem Magen einer hungernden *Helix pomatia*, so lässt sich als erster Erfolg vielfach eine wellige Verbiegung der ursprünglich ziemlich geradlinig begrenzten Zellwände constatiren, die offenbar ihre normale starre, feste Beschaffenheit verloren haben und einer irgendwie gerichteten Druckkraft nun leichter nachgeben. Wenig später treten die Grenzlinien namentlich in der Mitte zwischen je 2 Ecken des Polygons ganz scharf als heller Spaltraum oder auch als dunkle Linie hervor, während sich an den Stellen, wo drei oder vier Zellen zusammenstossen, bei hoher Einstellung durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnete drei- resp. viereckige Zwickel erkennen lassen, deren Begrenzung zunächst allerdings noch keine scharfe ist. Dies gilt auch von einer etwas stärker lichtbrechenden und daher heller glänzenden Stelle in der Mitte von zwei einander berührenden Zellwänden, wo diese zugleich merklich breiter sind als zu beiden Seiten. Stellt man so ein, dass die Mittellamelle (resp. der ihr entsprechende Spaltraum) deutlich sichtbar ist, so bemerkt

man leicht eine Art Schichtung der Zellwand, indem zwischen dem beiderseitigen inneren Contur und der Mittellamelle eine zarte, aber ganz scharfe Linie hervortritt. Offenbar ist die innerste Schichte jeder Zelle physikalisch und chemisch von der Hauptmasse der Zellwand resp. auch der Mittellamelle verschieden und bleibt bei der Verdauung am längsten erhalten, während jene wie eine Füllmasse aus dem von je zwei Innenlamellen begrenzten Raum zuerst herausgelöst wird. Da dies nach Maassgabe der Mächtigkeit der Wandsubstanz an verschiedenen Stellen ungleich rasch geschieht, so ergeben sich zum Theil sehr eigenthümliche Bilder. Vor Allem bleiben in den Ecken der Zellen Zwickel stark lichtbrechender Substanz lange erhalten, welche mit den entsprechenden Gebilden benachbarter Zellen drei- oder viereckige glänzende Knoten bilden (Fig. 18), zwischen welchen die Innenlamellen zarte Verbindungsbrücken bilden. Wenig früher bemerkt man innerhalb des von diesen begrenzten Raumes beiderseits von der Mittellamelle je einen länglich-spindelförmigen Körper, welche nichts weiter sind als Reste derselben Substanz, aus welcher die eben erwähnten Zwickel bestehen, die sich durch Abschmelzen von diesen isolirt haben. (Stellenweise lassen sich noch zarte Verbindungen zwischen denselben und den Zwickeln erkennen, so dass an der Zusammengehörigkeit beider gar nicht zu zweifeln ist). Vielfach, namentlich am Rande der Präparate, findet man diese durch ihren Glanz und die charakteristische Form auffallenden Gebilde auch ganz frei.

Wie sich aus der vorstehenden Schilderung ergibt, handelt es sich hier um eine nicht in der ganzen Circumferenz einer Zelle gleichmässige Auflösung der Grundsubstanz der Wand, indem, entsprechend der merklich verschiedenen Dicke derselben, der Zerstörungsprocess immer dort am raschesten fortschreitet und schliesslich zu Unterbrechung der Continuität führt, wo die stark lichtbrechende Grundlamelle am dünnsten ist, d. h. in der Nähe der Ecken, woraus sich einerseits die Bildung der „Zwickel“ und andererseits jener sonderbaren Bruchstücke der Flächenwand erklärt. Es werden dadurch auch die sehr charakteristischen falzartigen Auskohlungen an den Ecken der Zwickel verständlich, in welche die Mittellamelle gewissermaassen eingespannt erscheint. Der ganze complicirte Vorgang erinnert sehr lebhaft an die „intralamellare“ Auflösung der Reservecellulose in den Endospermzellen von *Asparagus offic.*, wie sie sich nach Reiss (l. c.) bei der Keimung vollzieht.

Auch hier entstehen durch ungleich rasche Auflösung der starklichtbrechenden Verdickungsschichten glänzende Zwickel an den Stellen, wo sich die Wände von je drei benachbarten Zellen begegnen. Sind von diesen Zwickeln nur noch ganz kleine Reste erhalten, so bemerkt man, „dass die Umrisslinie der hyalin gewordenen Verdickungsschichten, welche die Grenzlinie der Zellwände gegen das Lumen der Zelle bildet, eine resistente Lamelle ist, die mit Strassburger's ‚Grenzhäutchen‘ (Innenlamelle) identisch ist. Zwischen den Innenlamellen benachbarter Zellen wird nun die gesamte Zellstoffmasse bis auf die Mittellamelle aufgelöst“. Während aber hier diese letztere stets deutlicher hervortrat als die Innenlamellen, verhält sich dies in unserm Falle bei den Kleberzellen gerade umgekehrt.

Immer jedoch werden schliesslich alle Theile der Zellwand gelöst, so dass der Inhalt völlig isolirt übrig blieb. Wie Bausteine ohne verbindenden Mörtel, so findet man die im Wesentlichen unveränderten Kleberzellen nach gänzlicher Auflösung der Zellwände lose neben einander liegend, so dass eine geringe Verschiebung oder ein Druck auf das Deckglas genügt, um sie aus der Ordnung zu bringen und von der Unterlage der Epidermiszellen wegzuspülen. In Uebereinstimmung mit den früheren, schon erwähnten Erfahrungen werden daher auch die Eiweissstoffe der Kleberzellen von dem Magensaft der Schnecke nicht angegriffen und bleiben bei jedem derartigen Versuch, wie lange man ihn auch immer ausdehnen mag, als ungelöster Rest zurück. Es ist diese Thatsache um so bemerkenswerther, als ein Wasserextract aus dem Mitteldarminhalt des Mehlwurmes unter ganz denselben Umständen eine gerade entgegengesetzte Wirkung zeigt, indem hier zwar die Kleberballen vollständig gelöst werden, die Zellwände dagegen völlig unversehrt bleiben. Auch die im Folgenden noch mitzutheilenden Beobachtungen zeigen übereinstimmend, dass dem in den Magen ergossenen Lebersecret von *Helix pomatia* die Fähigkeit, irgendwelche Eiweisskörper pflanzlichen oder thierischen Ursprungs zu verdauen, wenigstens während der Jahreszeit, in die unsere Versuche fielen (April-September), vollkommen abgeht, so dass seine Wirkung allein auf Kohlehydrate (Cellulose, Stärke, Zucker) beschränkt erscheint. Wir befinden uns in dieser Beziehung mit allen bisherigen

Angaben in directem Widerspruch, müssen uns jedoch vorbehalten, erst in einer weiteren Mittheilung näher auf den Gegenstand einzugehen. Hier soll derselbe zunächst nur insoweit Berücksichtigung finden, als eine unmittelbare Beziehung zu den vorstehend erörterten Thatsachen besteht.

Bekanntlich hat man in neuerer Zeit in einer grossen Zahl von Fällen feststellen können, dass die Plasmakörper benachbarter Zellen durch feinste Verbindungsfäden, welche die Cellulosewand durchbohren, mit einander in directem Zusammenhang stehen, ein Structurverhältniss, welches zweifelsohne für den Austausch von Stoffen, sowie in gewissen Fällen für die Fortleitung materieller Veränderungen (Reizleitung) von grösster Bedeutung ist. So ist Gardiner⁴⁴⁾ der Ansicht, dass gerade die Auflösung der Zellwände im Endosperm bei der Keimung zunächst dadurch vermittelt wird, dass das betreffende Enzym mittelst der Plasmafäden in die Zellwand geleitet wird. Wenn es dann erst einmal auf diesem Wege eingedrungen ist, dann breitet es sich rasch und ganz unabhängig von den Fäden aus. Die Art und Weise des Verschwindens der Zellwand durch die corrodirende Wirkung des Enzyms und das Fortschreiten des Vorganges mit so geringer Beziehung zu den Fäden weist nach der Ansicht Gardiner's darauf hin, dass diese mehr der Leitung von Reizen und von Nährstoffen, als den Bedürfnissen der Keimung dienen. Durch Anwendung geeigneter Tinctionsmittel in Verbindung mit quellenden Reagenzien (H_2SO_4 und Anderen) hat man derartige Plasmabrücken vielfach auch in solchen Geweben constatiren können, wo sie ohne eine solche vorbereitende Behandlung nicht sichtbar sind. Der Umstand, dass durch die im Lebersecret der Schnecke enthaltene „Cytase“ in schonendster Weise ohne jegliche Quellung nur die Cellulosewand gelöst wird, während der plasmatische Inhalt wenigstens im morphologischen Sinne ganz unverändert zurückbleibt, brachte uns auf den Gedanken, ob sich diese Verdauungsmethode nicht vielleicht auch zur Darstellung der genannten Plasmabrücken verwenden liesse, was mit Rücksicht auf gewisse Einwände, welche dem gewöhnlich geübten Verfahren gelegentlich gemacht wurden, immerhin von einigem Interesse gewesen wäre. Manche Bilder, welche wir bei Verdauung von Steinnusschnitten zu Gesicht bekamen, schienen einer solchen Vermuthung sehr das Wort zu reden. Hier und da findet man die Zelllumina ausgefüllt mit einer sehr feinkörnigen, gelblich gefärbten Masse, von

welcher sich zapfenförmige Fortsätze in die schmalen, tiefen Poren-canäle hinein erstrecken. Nach völliger Lösung der colossal entwickelten Zellwände bleiben diese Inhaltsmassen mit ihren Fortsätzen völlig isolirt zurück. Leider haben nun unsere Bemühungen, an andern stark verdickten Endospermzellen die Plasmakörper im Zusammenhang durch Verdauung zu isoliren, nicht den erhofften Erfolg gehabt; freilich sind wir aber auch über einige sozusagen tastende Versuche nicht hinausgegangen und sind der Meinung, dass eine weiter festgesetzte Untersuchung an geeigneten Objecten doch wohl zum Ziele führen dürfte. Wir haben Schnitte durch das Endosperm von *Strychnos*-Samen, sowie Rindenzellen von *Rhamnus* und *Nerium Oleander* sowohl im frischen Zustande, wie nach vorhergehender Behandlung mit Alkohol und verschiedenen, nur in Alkohol löslichen Farbstoffen vergeblich der Verdauung mit Schneckenmagensaft unterworfen. Es trat zwar immer eine Lösung der Zellwand ein und blieb der plasmatische Inhalt zurück, doch war von den zarten Verbindungsfäden nichts mehr zu sehen.

Da es auf Grund der im Vorstehenden ausführlicher geschilderten Befunde nicht zweifelhaft sein kann, dass „Reservecellulosen“ der verschiedensten Art durch die Schneken-cytase rasch und äusserst energisch gelöst werden, so war es natürlich von grossem Interesse, zu erfahren, wie sich andere Cellulose-Arten, sowie verholzte Membranen unter gleichen Umständen verhalten würden. Unterwirft man einen dünnen Schnitt einer Rübe (weisse Zuckerrübe), eines Radieschens, einer Spargelspitze oder Quer- und Flächenschnitte von Salat- oder Kohlblättern auf dem Objectträger der Verdauung mit unverdünntem Schneckensaft, so beobachtet man schon nach kurzer Zeit eine völlige Lösung der Wände aller nicht verholzten Zellen, so dass von den genannten Objecten eigentlich nur die Gefässbündel übrig bleiben, die namentlich bei Rübenpräparaten überaus charakteristisch hervortreten. Dessgleichen werden alle stärker cuticularisirten Zellwände, sowie die Schliesszellen der Spaltöffnungen nicht verdaut. So vollkommen ist dies der Fall, dass man sich der Verdauungsmethode geradezu zum Nachweis der Verholzung bedienen kann. In sehr überzeugender Weise macht sich dies geltend, wenn man einen Stengelquerschnitt einer krautartigen Pflanze untersucht (sehr geeignet ist z. B. die Kartoffel). Man findet dann nach der Verdauung die Markzellen, sowie das Parenchym und Collenchym der Rinde völlig zerstört, meist schon nach

2—4 Stunden, dagegen den Holzring, die Gefässe und die cuticularisirten Epidermizellen auf das Schönste erhalten (Fig. 21 *a* und *b*). In allen Fällen ist auch hier wieder die auffallende Thatsache zu constatiren, dass der plasmatische Inhalt der Zellen selbst dann nicht angegriffen wird, wenn es sich nur um einen dünnen Wandbeleg handelt; man sieht oft noch ganz deutlich Grenzlinien der einzelnen Elemente des Parenchyms, doch entsprechen denselben nicht mehr die Cellulosenmembranen, sondern die Hautschicht des Plasmas. Am auffälligsten macht sich dies natürlich immer dann bemerkbar, wenn das Lumen der Zellen vom Plasma ganz ausgefüllt wird. Es bleiben dann, nach Behandlung mit Schneckenmagensaft die Plasmakörper völlig unversehrt in Reihe und Glied zurück.

Es ist bekannt, wie leidenschaftlich viele Schnecken Pilze fressen, und es war daher von Interesse zu untersuchen, wie sich die auch durch ihre chemische Zusammensetzung (Chitin-gehalt) besonders charakterisirte Pilzcellulose bei Verdauung mit Schneckenmagensaft verhält. Es stellte sich bei derartigen Versuchen mit Schnitten von verschiedenen Pilzen heraus, dass eine vollkommene Auflösung der Zellwände auch bei lange fortgesetzter Einwirkung niemals eintritt, indem stets eine äusserst zarte Grenzmembran zurückbleibt, so dass es möglich wird, die Form der Gewebselemente noch vollkommen genau zu erkennen. Ob dieselbe etwa nur aus Chitin besteht, haben wir nicht näher geprüft.

Es ergibt sich demnach aus den vorstehenden Beobachtungen, dass nicht nur Reservecellulosen (Hemicellulosen), sondern in der grossen Mehrzahl der Fälle überhaupt nicht verholzte oder cuticularisirte Zellwände durch Schnecken-cytase angegriffen oder völlig gelöst werden. Um so auffallender war uns daher der Befund, dass sich sowohl Baumwollfasern wie Papier vollkommen widerstandsfähig erwiesen. Auch ein aus Filtrirpapier durch mehrtägiges Digeriren mit chloresaurem Kali und HNO_3 und nachherige Behandlung mit Natronlauge (5%) dargestelltes Cellulosepräparat wurde absolut nicht angegriffen, so dass es den Anschein gewinnt, als beständen doch wesentliche chemische Unterschiede zwischen der „künstlich gereinigten Cellulose“ und der Wandsubstanz jüngerer Parenchymzellen. Der Begriff Cellulose ist ja gerade neuerdings ein viel weiterer geworden, als er früher war, und man hat gelernt, auf Grund chemischer Verschieden-

heiten eine ganze Anzahl von Cellulosearten zu unterscheiden. Voraussichtlich dürfte eine systematische Verwerthung unserer Verdauungsmethode zu weiteren Aufschlüssen in dieser Richtung führen oder wenigstens Anhaltspunkte für eine etwaige chemische Untersuchung liefern.

Alle vorstehenden Angaben beziehen sich auf das Lebersecret, welches sich in der Regel im Magen hungernder Thiere findet und entweder unvermischt oder mit Wasser verdünnt ohne jeden andern Zusatz verwendet wurde. Es hat sich bei allen Versuchen übereinstimmend gezeigt, dass auf diese Weise ausnahmslos eine gut wirkende Enzymlösung gewonnen wird, deren verdauende Kraft, wie es scheint, in den späteren Sommermonaten (Juli, August) noch erheblich zunimmt. Wenigstens erhielten wir um diese Zeit noch in viel bedeutenderer Verdünnung (40—50fach) ausgesprochene Wirkungen, wie im Frühling. Wir haben in der Folge auch Extracte der Leber selbst untersucht, fanden dieselben aber unerwarteter Weise fast gar nicht wirksam.

Auch in dieser Beziehung stimmen unsere Befunde in keiner Weise mit den Angaben Krukenberg's überein. Diesem zu Folge lassen sich alle Enzyme, welche überhaupt im Verdauungsrohr der Mollusken nachzuweisen sind, auch aus der Leber dieser Thiere extrahiren. „Das künstliche Leberextract ist vollkommen identisch mit der Galle oder dem sogenannten Magensaft“ (Unters. a. d. Physiol. Inst. Heidelberg Bd. 2 S. 22 1878). Es kamen theils Glycerinauszüge frischer oder mehrere Stunden aufbewahrter Lebern, theils Wasserextracte (mit Zusatz von Salicylsäure) eines Präparates zur Verwendung, welches in ganz ähnlicher Weise gewonnen war wie Kühne's „Trockenpankreas“. Endlich haben wir auch Lebern mit Chloroformwasser oder Borsäurelösung verrieben und das Filtrat benützt. In allen Fällen liessen sich nach 24 stündigem Aufenthalt im Wärmeschränk (30° C.) an dünnen Schnitten von Dattelendosperm höchstens die allerersten Stadien der Verdauung constatiren, zu einer Zeit also, wo Magensaft bereits eine völlige Lösung herbeigeführt haben würde. Es kann diese geringe Wirksamkeit auch nicht auf eine zu grosse Verdünnung der geprüften Flüssigkeit zurückgeführt werden, da wir auf diese Möglichkeit ausdrücklich Rücksicht nahmen und die Lösungen nach Thunlichkeit einengten, was ja bei Verdauungsversuchen am Objectträger leicht angeht, da nur ganz kleine Flüssigkeitsmengen erforderlich sind. Ebenso wenig können aber auch die Zusätze (Glycerin, Bor- oder Salicylsäure) verantwortlich gemacht

werden, da dieselben auch die Wirkung des Magensaftes nicht wesentlich beeinträchtigen. So erhielten wir gut verdauende Lösungen, wenn 1 ccm Magensaft (*Helix pomatia*) mit 1 ccm einer 1‰ Salicylsäurelösung oder mit dem gleichen Volum einer 4‰ Borsäurelösung oder endlich mit zwei Tropfen Glycerin vermischt wurde. Es bleibt daher kaum eine andere Möglichkeit, als sich vorzustellen, dass ähnlich wie im Mitteldarm des Mehlwurms, dessen Wasserextract ebenfalls wirkungslos gefunden wurde, die Bildung eines wirksamen Enzyms (Cytase) erst im Augenblick der Absonderung selbst erfolgt, während die betreffenden Zellen selbst weder Enzym noch auch, wie beim Pankreas der Wirbelthiere, Vorstufen desselben (Zymogen) zu enthalten scheinen.

Die Producte der enzymatischen Cellulosespaltung.

Während früher der Begriff Cellulose als ein völlig einheitlicher, scharf umgrenzter gelten durfte, indem man dieselbe als ein amorphes Kohlehydrat von der Zusammensetzung $(C_6H_{10}O_5)_n$ charakterisirte, welches in Kupferoxydammoniak sowie in concentrirter H_2SO_4 löslich ist, durch $J + H_2SO_4$ oder Chlorzinkjod blau gefärbt wird und bei hydrolytischer Spaltung mit verdünnter H_2SO_4 , theilweise auch schon bei blossem anhaltenden Kochen mit Wasser, einen gährfähigen Zucker (Glykose) liefert, hat sich später mehr und mehr herausgestellt, dass es mehrere (wahrscheinlich sogar viele) zum Theil nahe verwandte (isomere) Substanzen gibt, welche alle hinsichtlich ihres mikrochemischen Verhaltens die grösste Uebereinstimmung zeigen, dennoch aber von chemischen Gesichtspunkten aus als ganz verschiedene Körper bezeichnet werden müssen. Darauf weist schon das Verhalten der pflanzlichen „Rohfaser“ gegen verdünnte Natronlauge hin. Nach W. Hoffmeister⁴⁵⁾ zeigt die Cellulose gegen 1—5‰ NaOH-Lauge ein sehr verschiedenes Verhalten, insoferne sie in dieser theils löslich, theils unlöslich ist. Der lösliche Antheil lässt sich durch Neutralisiren mit HCl unter Zusatz von Alkohol ausfällen und bildet ein weisses lockeres Pulver, welches sich auch schon bei anhaltendem Kochen mit Wasser theilweise löst; bei Kochen mit verdünnter H_2SO_4 entsteht Glykose, ebenso bei Behandlung mit überhitzten Wasserdämpfen. Bei Prüfung der Verdaulichkeit ergab sich, dass die lösliche Cellulose (beim Menschen) viel reichlicher (leichter) verdaut wird (d. h. als solche verschwindet)

als gewöhnliche, nur einfach gereinigte Präparate. Letzteren Falles erhielt Hoffmeister aus den Excrementen 94,4 %, ersteren Falles nur 24,8 % wieder. Ein erheblicher Antheil von Cellulose wird auch schon von schwächeren Laugen gelöst und finden daher allmälige Uebergänge der Löslichkeit bei verschiedenen Celluloseformen statt.

Sämmtliche von Hoffmeister mit Lauge (5 %) aus den verschiedensten Pflanzenstoffen dargestellten löslichen Cellulosen gaben mit Jod + H_2SO_4 oder Chlorzinkjod die bekannte Blaufärbung und waren auch in Kupferoxydammoniak löslich. Aber die Leichtigkeit, mit der die erwähnte Farbenreaction eintritt, war eine sehr verschiedene. Während die schwerer löslichen Formen unter allen Umständen leicht die blaue Färbung geben, tritt diese um so schwieriger ein, je leichter löslich die Form ist. Es scheint hiernach, dass dasjenige, was nach Abrechnung der sogenannten „incrustirenden Substanzen“ von den Zellwänden übrig bleibt, nicht aus einer einheitlichen Substanz besteht, sondern aus verschiedenen Modificationen, deren Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Natronlauge und andere Lösungsmittel eine ungleiche ist. Schon vor Hoffmeister kam Wieler⁴⁶⁾ zu ähnlichen Resultaten. „Vergegenwärtigt man sich,“ so sagt er, „dass jede Membran etwas werdendes ist, dass sie erst allmähig durch die Thätigkeit der Zelle aufgebaut wird, so hat es nichts Widersinniges, anzunehmen, dass jedes Cellulosetheilchen verschiedene Metamorphosen durchläuft, bis es seine definitive Ausgestaltung erhält.“

Einen Schritt weiter gelangt man durch die Untersuchung der Zersetzungsproducte der verschiedenen Cellulosepräparate, insbesondere der bei der Hydrolyse aus ihnen hervorgehenden Zuckerarten. Lassen sich diese isoliren, so ist es leicht, durch Feststellung ihres specifischen Drehungsvermögens, durch Untersuchung ihrer Osazone oder ihrer Oxydationsproducte (Schleimsäure, Zuckersäure u. s. w.) über ihre Natur in's Klare zu kommen.

Es möge gestattet sein, hier eine gedrängte Uebersicht der bisherigen Untersuchungen über diesen Gegenstand zu geben, soweit dies zum Verständniss des Folgenden nöthig erscheint.

E. Schulze⁴⁷⁾ untersuchte die hydrolytische Zersetzung von zehn Cellulosen verschiedener Herkunft, indem er die durch Behandlung mit kalter, verdünnter (0,5 %) Kalilauge, Auswaschen, mehrstündiges Kochen mit 4—5 % HCl u. s. w. gehörig gereinigten Prä-

parate anhaltend mit verdünnter H_2SO_4 kochte und den dabei entstehenden Zucker seiner Natur nach bestimmte. Es ergab sich, dass in allen zehn Fällen Traubenzucker erhalten wird, so dass es keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass die Cellulose ein Anhydrid der Glykose (und zwar ein polymeres Anhydrid, insofern als $Cellulose = n(C_6H_{10}O_5)$ ist) darstellt. Aus drei Cellulosepräparaten (Kaffeebohnen, Cocosnuss- und Sesamkuchen) wurde aber neben Traubenzucker auch noch Mannose erhalten. Daraus ist zu schliessen, dass auch eine Modification der Cellulose existirt, welche ein Anhydrid der Mannose ist. Diese „Mannose-Cellulose“ stimmt in ihrem ganzen Verhalten mit der gewöhnlichen „Dextrose-Cellulose“ fast vollkommen überein, ist aber natürlich dennoch als ein von ihr verschiedener Körper anzusehen. Schon früher hatte R. Reiss (l. c.) durch hydrolytische Zersetzung der „Reserve-cellulosen“ der Steinüsse und mancher anderen Samen einen rechtsdrehenden, reducirenden Zucker („Seminose“) erhalten, welcher schon in der Kälte mit Phenylhydrazin ein weisses, schwer lösliches Hydrazon liefert und sich später als identisch mit Mannose erwies. Schon durch heisses Wasser lässt sich den Steinnussspähnen ein lösliches Kohlehydrat entziehen, welches anfangs (von Liebscher und Loges) für Dextrin gehalten wurde. Die Lösung des gummiartigen Körpers erwies sich jedoch als linksdrehend und lieferte beim Kochen mit H_2SO_4 keine Glykose, sondern Mannose. Auch bei Behandlung von Steinnussspähnen mit verdünnter H_2SO_4 geht zunächst ein linksdrehendes, durch Alkohol fällbares Kohlehydrat in Lösung, welches von Reiss als „Seminin“, neuerdings wegen seiner Beziehung zur Mannose, welche daraus bei hydrolytischer Spaltung hervorgeht, besser als Mannan oder Paramannan („Mannose-Cellulose“) bezeichnet wird. Paramannan ist, wie schon erwähnt, in vielen Samen mit hartem, hornigem Endosperm (Reserve-Cellulose) enthalten, so auch in den Dattelkernen, Kaffeebohnen, den Samen von *Chaemerops humilis*, *Allium Ceba*, *Asparagus offic.*, *Iris pseudacorus*, *Foeniculum offic.*, *Strychnos Nux vomica* u. s. w., denn sie alle liefern bei der Hydrolyse Mannose. Dagegen ist es bemerkenswerth, dass Keimpflanzen der Dattel und anderer Pflanzen keine Mannose enthalten. (Tollens, Handb. der Kohlehydrate Bd. 2 S. 228. 1898.)

In Lupinensamen fand E. Schulze (mit Steiger und Maxwell) eine in Wasser unlösliche Substanz, welche beim Er-

hitzen mit verdünnter H_2SO_4 Galaktose (bei Oxydation mittelst HNO_3 Schleimsäure) liefert. Auch diese in den Zellmembranen enthaltene Substanz, welche als „Paragalaktan“ bezeichnet wird, muss natürlich als verschieden von Cellulose angesehen werden, mit der sie zusammen in den Zellwänden der Kotyledonen von Lupinensamen vorkommt. Durch Untersuchung des paragalaktanhaltigen Rückstandes, welcher durch Behandlung von entfetteten Lupinensamen mit verdünnter Kalilauge und Wasser übrig bleibt, lassen sich die wesentlichsten Eigenschaften dieser Substanz feststellen. In der Wärme löst sich das Paragalaktan schon durch Mineralsäuren von sehr geringer Concentration, wobei, wie schon erwähnt wurde, Galaktose entsteht.

Mit HNO_3 (specifisches Gewicht = 1,15) erwärmt, löst sich ein Theil des paragalaktanhaltigen Rückstandes unter Bildung von Schleimsäure. Beim Erhitzen mit Phloroglucin und HCl entsteht eine kirschrothe Flüssigkeit, was darauf hinweist, dass bei der Hydrolyse neben Galactose auch noch eine andere zu den Pentosen gehörende Zuckerart gebildet wird. Nach den Untersuchungen von Tollens (Handb. der Kohlehydrate 1895, II. Bd. S. 73) geben sowohl die Zuckerarten dieser Gruppe, wie auch die Sacharo-Colloide, aus denen sie durch Hydrolyse entstehen (Pentosane), bei der Destillation mit Salzsäure (resp. H_2SO_4) viel Furfurol, während die Hexosen unter gleichen Umständen nur kleine Mengen dieses Körpers liefern, dessen Vorhandensein sich leicht durch Röthung von Anilinacetatpapier erkennen lässt. Dies ist nun aber auch beim Paragalaktan der Fall, so dass in diesem offenbar Anhydride der Galaktose mit einer Pentose (resp. einem Pentosan) vereinigt sind und vielleicht ein Gemenge von zwei Kohlehydraten (einem Galaktan und einem Araban) vorliegt („Paragalaktoaraban“ Schulze's).

Hinsichtlich der Localisation des Paragalaktans in den Lupinensamen ist zu bemerken, dass es sowohl in den Kotyledonen wie in den Samenschalen enthalten ist. Dass es hier einen Bestandtheil der Zellwände bildet, ergibt sich aus mikrochemischen Untersuchungen von C. Cramer. Wenn man Schnitte aus den Kotyledonen der Lupinensamen, welche zuvor mit Aether, verdünnter Kalilauge und Wasser behandelt wurden, mit verdünnter H_2SO_4 erwärmt, so erleiden die verdickten Zellwände einen Substanzverlust; der übrig bleibende Theil der Zellwand, welcher durch Chlorzinkjod lebhaft blau gefärbt

wird, löst sich dann sehr leicht in Kupferoxydammoniak, während dieses Reagenz auf die nicht vorher mit Säure behandelten Zellwandungen kaum einwirkt. Dass der Effect, welchen das Erhitzen mit Säure auf das Aussehen und das Verhalten der Zellwandungen ausübt, auf die Auflösung des Paragalaktans zurückzuführen ist, kann kaum bezweifelt werden. Auch makrochemisch lässt sich zeigen, dass der paragalaktanhaltige Rückstand vor Säurebehandlung nur wenig von Kupferoxydammoniak angegriffen wird. Diese Versuchsergebnisse lassen sich mit der Annahme vereinigen, dass die verdickten Wandungen der Kotyledonarzellen im Wesentlichen aus Paragalaktan und Cellulose bestehen. Die letztere scheint durch das Vorhandensein des ersteren vor der Einwirkung des Kupferoxydammoniaks fast ganz geschützt zu werden. Ausser in den Lupinensamen konnte E. Schulze auch in den Sojabohnen, sowie in Samen von *Faba vulg.*, *Pisum sativum* und *Vicia sativa* ein in Wasser unlösliches Kohlehydrat nachweisen, welches bei der Hydrolyse Galaktose (resp. Schleimsäure) liefert. Er zeigte ferner, dass auch jene Samen mit verdickten Zellwänden (Reservecellulose), welche, wie Reiss fand, beim Kochen mit verdünnten Säuren Mannose (Seminose) als Spaltungsproduct liefern, neben dieser auch Galaktose in nachweisbaren Mengen geben (so Kaffeebohnen, Dattelkerne, Palm- und Kokosnusskuchen), also wohl ebenfalls Paragalaktan enthalten, wenigstens ein in Wasser und verdünnter Kalilauge unlösliches, Schleimsäure lieferndes Kohlehydrat, welches beim Erhitzen mit verdünnten Säuren leicht in Zucker (Galaktose) übergeführt werden kann. Neben Galaktose entsteht aber hier immer auch Mannose (Seminose). Dagegen scheinen Kohlehydrate, welche bei der Hydrolyse Arabinose oder eine andere Pentaglykose liefern, in den Samen der genannten Palmaeen zu fehlen. Sehr reich an Pentosen (Pentosanen) sind dagegen nach E. Schulze die beim Vermahlen von Weizen und Roggen in die Kleie übergehenden Zellschichten. Es konnte daraus Arabinose rein, in kleinen Prismen krystallisirt gewonnen und mit Sicherheit als solche bestimmt werden. Dagegen liess sich weder Galaktose noch Glykose nachweisen. Der neben Arabinose noch in der Mutterlauge enthaltene, schwächer rechts drehende, ebenfalls krystallisirbare Zucker erwies sich als Xylose. (Das Präparat hatte ein Drehungsvermögen $(\alpha) D = + 25,5^\circ$; es gab, wie auch Arabinose mit Phloroglucin + HCl beim Kochen eine kirschrothe Flüssigkeit,

lieferte beim Erhitzen mit 12 % HCl viel Furfurol und war unvergährbar durch Hefe; der Schmelzpunkt der Krystalle lag bei 148 bis 150° C.). Es ergibt sich hieraus, dass in den Zellwänden der Weizen- und Roggenkleie Anhydride der Arabinose und Xylose sich vorfinden. Es ist denkbar, dass diese Substanzen zu einem Complex vereinigt sind, welchen man als „Arabanoxytan“ bezeichnen könnte; für mindestens ebenso wahrscheinlich muss es jedoch nach E. Schulze erklärt werden, dass in den genannten Zellwänden zwei Kohlehydrate, ein Araban und ein Xylan, neben einander sich vorfinden. Es scheint, dass das erstere in weit grösserer Menge vorhanden ist als das letztere. Gegen heisse verdünnte Mineralsäuren sind diese Kohlehydrate sehr wenig widerstandsfähig und stimmen in dieser Beziehung mit jenen überein, welche in den früher besprochenen Fällen einen wesentlichen Bestandtheil der verdickten Zellwände des Endosperm bilden. (Reservecellulose, Paramannan, Paragalaktan).

Nach dem Vorschlag von E. Schulze fasst man zur Zeit alle diese Kohlehydrate als „Hemicellulosen zusammen. Sie unterscheiden sich von den eigentlichen Cellulosen einerseits durch ihre weit geringere Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Säuren und andererseits durch ihre Spaltungsproducte. Unter der Bezeichnung „Cellulose“ will E. Schulze nur Zellwandbestandtheile verstanden wissen, welche widerstandsfähig gegen heisse, stark verdünnte Mineralsäuren sind. Dieselben bleiben also zurück, wenn man mit Hilfe der genannten Agentien die Hemicellulosen in Lösung bringt. Dies gelingt nicht nur durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren, sondern auch schon durch kalte, verdünnte HCl, sowie durch Erhitzen mit verdünnten Alkalien. Durch Kupferoxydammoniak werden Zellwände, welche Hemicellulosen enthalten, nur wenig angegriffen; erst nachdem sie mit verdünnter HCl gekocht worden sind, lösen sie sich in dem genannten Reagenz. Was das Verhalten der Hemicellulosen gegen Jodreagenzien betrifft, so sei angeführt, dass z. B. der paragalaktanhaltige Rückstand aus Lupinensamen, dessen Gewinnung beschrieben wurde, durch Chlorzinkjod gebläut wird. Da, wie Reiss angibt, auch die Reservecellulose (Seminin, Paramannan) durch Jod + H₂SO₄, sowie durch Chlorzinkjod blau gefärbt wird, so scheint es, dass man diese Reagenzien als Gruppenreagenzien für Cellulosen und Hemicellulosen ansehen muss. Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass auch, ab-

gesehen von den „incrustirenden Substanzen“ die Zellwände pflanzlicher Objecte eine sehr complicirte Zusammensetzung besitzen. Neben Bestandtheilen, welche durch Erhitzen mit stark verdünnten Mineralsäuren leicht in Lösung gebracht werden können und dabei Mannose, Galaktose, Arabinose und Xylose liefern, finden sich andere, welche nur in Glykose übergeführt werden können, indem man sie durch starke Säure in Lösung bringt und diese Lösung nach genügendem Wasserzusatz einige Stunden kocht. Die ersteren Stoffe bezeichnet E. Schulze, dessen Arbeiten die vorstehenden Angaben entnommen sind, als „Hemicellulosen“, die andern als „Cellulosen“. Eine in Traubenzucker überführbare Cellulose (Dextrose-Cellulose) scheint in den Zellwandungen allgemein verbreitet zu sein, denn alle von Schulze untersuchten Cellulosepräparate lieferten bei der Hydrolyse Traubenzucker.

Die Verschiedenheit, welche Cellulosen und Hemicellulosen beim Erhitzen mit verdünnten Mineralsäuren zeigen, ist allerdings nur eine graduelle. Auch die ersteren werden durch verdünnte Säuren langsam angegriffen, und auch die Hemicellulosen zeigen nicht sämmtlich den gleichen Grad der Widerstandsfähigkeit gegen Säuren. „Die Cellulosen, Hemicellulosen und das Amyloid bilden demnach eine Reihe chemisch verwandter Substanzen, deren Endglieder sich zwar in der Widerstandsfähigkeit gegen Lösungs- und Oxydationsmittel u. s. w. sehr stark unterscheiden; dass es aber in der Reihe Substanzen gibt, welche als Uebergangsglieder zwischen den einzelnen Gruppen stehen, darf schon jetzt als sicher gelten (E. Schulze). Man kann nach Schulze's Vorschlag die Schwierigkeit zum Theil umgehen, indem man sich entschliesst, wie auch Gilson (La Cellule II Heft 2) den Namen Cellulose für die in Traubenzucker überführbare Substanz (Dextrose-Cellulose) zu reserviren und alle andern zu den Kohlehydraten zu rechnenden Zellwandbestandtheile mit Ausnahme der schleimgebenden Stoffe und des Amyloids zu den Hemicellulosen zu rechnen. Allerdings werden dann unter diesem Namen Stoffe zusammengefasst, welche im Verhalten gegen verdünnte Säuren u. s. w. stark differiren.

Reiss hat, wie erwähnt, die in Mannose (Seminose) überführbaren Zellwandbestandtheile als Reservecellulose bezeichnet, weil sie bei der Keimung der Samen gelöst und zur Ernährung des Keimlings verwendet werden. Doch muss der Begriff „Reservecellulose“ nach E. Schulze's Untersuchungen erweitert werden,

denn es werden z. B. auch die in den Leguminosensamen enthaltenen Hemicellulosen, welche bei der Hydrolyse Galaktose geben, zweifellos während des Keimungsvorganges aufgelöst und für die Ernährung des Keimlings verwendet. Auch hat sich gezeigt, dass manche Samen, in denen Reiss ein Mannan vorfand, neben diesem auch ein Galaktan enthalten, und es kann kaum bezweifelt werden, dass auch das letztere als Reservestoff fungirt. Doch decken sich, wie E. Schulze bemerkt, die Begriffe Reservecellulose und Hemicellulose keineswegs. Denn es sind Hemicellulosen auch in Theilen des Samens vorhanden, deren Bestandtheile bei der Ernährung des Keimlings im Allgemeinen keine Verwendung finden, nämlich in den Samenschalen.

Da bisher noch keinerlei Untersuchungen über die Natur der durch eine „Cytase“ gebildeten Spaltungsproducte von Cellulosen vorliegen, so schien es nach verschiedenen Seiten hin von Interesse, das im Lebersecret der Schnecke enthaltene celluloselösende Enzym auch in dieser Beziehung näher zu prüfen. Die Schwierigkeiten in technischer Hinsicht waren allerdings nicht ganz unerheblich. Während fast alle bisher untersuchten amylytischen oder proteolytischen Verdauungsenzyme bekanntlich schon in äusserst geringen Mengen, man könnte fast sagen in Spuren, sehr kräftige und energische Wirkungen entfalten, verhält sich dies, wie schon erwähnt, bei unserer „Cytase“ wesentlich anders und spielt offenbar die Quantität des Enzyms eine ganz wesentliche Rolle. Damit erscheint aber auch zugleich die Möglichkeit ausgeschlossen, so grosse Mengen der zu zersetzenden Substanz zu verarbeiten, wie es zum Zwecke einer eingehenderen makrochemischen Untersuchung wünschenswerth ist, es sei denn, dass man die Mühe nicht scheut, für jeden Versuch eine sehr grosse Zahl von Schnecken zu präpariren. Wir haben uns daher auch nur auf einige wenige Cellulosen beschränken müssen, die auf Grund der bisherigen Erfahrungen als besonders wichtig erschienen, in Folge der zu erwartenden Verschiedenheit der hydrolytischen Spaltungsproducte. Dazu kommt noch der weitere Umstand, dass die pflanzlichen Objecte, um die es sich handelt, ausser Cellulosen noch andere Substanzen (Eiweisskörper, Stärke, Fette u. s. w.) in oft grosser Menge enthalten, zu deren Entfernung nothwendiger Weise chemische Eingriffe erforderlich sind, denen gegenüber gewisse Celluloseformen nicht absolut widerstandsfähig zu sein scheinen. Soweit es sich um Zuckerarten als Endproducte der Spaltung handelt, ist es endlich auch nicht immer leicht, dieselben ihrer Natur nach mit ausreichender

Sicherheit zu bestimmen, wenn man sie nicht als solche rein darzustellen vermag.

Dessenungeachtet dürften jedoch die im Folgenden mitzutheilenden Thatsachen ausreichend sein, um wenigstens in den allgemeinsten Zügen die Wirkungsweise der Schnecken-Cytase zu charakterisiren.

Unsere ersten Erfahrungen über Celluloseverdauung durch das Lebersecret von *Helix pomatia* bezogen sich auf dünne Quer- und Längsschnitte von Runkelrüben. Dieselben wurden bis auf die (verholzten) Gefässe und den spärlichen Plasmahalt der Parenchymzellen rasch und vollständig gelöst. Da diese letzteren kaum verdeckte Wände besitzen, deren Hauptbestandtheil voraussichtlich eigentliche Cellulose (Dextrose-Cellulose) sein dürfte, so versuchten wir zunächst an diesem Object festzustellen, welche Zersetzungsproducte bei der enzymatischen Lösung wohl gebildet werden.

Zu diesem Zwecke erschien es wünschenswerth, die Bestandtheile des Zellinhaltes vorher nach Möglichkeit zu entfernen und die Membranen in einem wenigstens annähernd reinen Zustand dem Versuch zu unterwerfen. Das Rübengewebe wurde daher möglichst fein zerrieben und der gewonnene Brei mit 0,5 % Kalilauge während 24 Stunden in der Kälte extrahirt, mit Wasser gut ausgewaschen und getrocknet. Das so gewonnene trockene Cellulosepräparat wurde vor dem Gebrauch mit 1 ‰ Salicylsäurelösung aufgeweicht und dann mit dem mehrfachen Volum 5—6fach verdünnten (mit 1 ‰ Salicylsäure) Magensaftes übergossen. Nach dreitägigem Stehen im Brüt-ofen (bei 30° C.) hat sich die vorher Fäden und klumpige Massen bildende Substanz in einen gleichförmigen, feinkörnigen Bodensatz verwandelt, während die überstehende, vorher klare Flüssigkeit stark getrübt erscheint. Bei mikroskopischer Untersuchung des ersteren findet man zwischen amorphem Detritus massenhaft isolirte Gefässbündel. Da auf Grund aller unserer Erfahrungen zu erwarten war, dass trotz der vorhergehenden Behandlung mit Kalilauge noch Eiweiss in dem Sediment enthalten war, so wurde einerseits nach Zusatz von Natronlauge, wobei theilweise Lösung erfolgte, CuSO_4 zugefügt, worauf violette Färbung eintrat (Biuretprobe); ein Theil des Rückstandes wurde dann mit Pepsin und HCl verdaut und eine unzweifelhafte Albumosenreaction (Rothfärbung mit $\text{CuSO}_4 + \text{NaOH}$) beobachtet.

Auch das Filtrat, welches der Untersuchung auf Zucker (und Dextrine) dienen sollte, erwies sich noch stark eiweisshaltig, was

kaum überraschen kann, wenn man berücksichtigt, dass gewiss eine sehr grosse Menge von Zellen erst durch die Lösung der Cellulosewand eröffnet worden sind. Zur Entfernung des gelösten Eiweisses wurde mit Essigsäure angesäuert, gekocht und mit dem ca. 5fachen Volum Alkohol versetzt. Es entstand eine starke, flockige Fällung, die neben Eiweiss möglicher Weise auch dextrinartige Spaltungsproducte der Cellulose enthalten konnte. Zur Isolirung derselben wurde der Niederschlag 24 Stunden unter absolutem Alkohol aufbewahrt und dann mit Wasser ausgekocht. Dabei gingen nun in der That Substanzen in Lösung, welche durch Alkohol wieder fällbar waren und in wässriger Lösung sich ganz wie Dextrine verhielten. Mit Jodjodkaliumlösung trat zwar keine Rothfärbung ein, doch wurde Kupferoxyd in alkalischer Lösung beim Kochen reducirt und liess sich nach Zusatz von Speichel und 24stündigem Verweilen im Brütofen bei 30° C. in der wässrigen Lösung durch Hefe Gährung erzielen, was vorher nicht der Fall war. Es scheint daher, dass auch Cellulosedextrine durch Speichel weiter in Zucker (Glykose) umgesetzt werden können.

Das eiweissfreie Filtrat der ursprünglichen Verdauungsflüssigkeit wurde schliesslich auf dem Wasserbad zum Syrup eingedampft und dann mit etwas Wasser extrahirt. Die filtrirte Lösung gibt mit Fehling'scher Lösung eine starke Ausscheidung von Kupferoxydul, mit Phenylhydrazin in essigsaurer Lösung fällt beim Kochen reichlich ein Osazon aus in Form von büschel- oder keulenförmig angeordneten Nadeln, welche durchaus dem Glykosazon gleichen (Fig. 1). Leider wurde versäumt, den Schmelzpunkt zu bestimmen, so dass eine sichere Identificirung nicht möglich ist. Die Gährungsprobe fiel positiv aus. Auch nach beendeter Gährung reducirte die Flüssigkeit noch immer Fehling'sche Lösung und lieferte mit Phenylhydrazinacetat gekocht eine Abscheidung von sternförmig angeordneten Nadeln (Fig. 1b).

Fügt man zu 3 ccm rauchender Salzsäure so viel Phloroglucin, dass ein Rest ungelöst bleibt, und vermischt diese Lösung mit der auf Zucker (Pentosen) zu untersuchenden Flüssigkeit, so tritt nach kurzem Kochen eine kirschrothe Färbung ein, die rasch dunkler wird, und zu der sich eine Trübung gesellt, die durch schnelles Abkühlen verhindert werden kann (Pentaglykosen-Reaction Tollens). Die verdünnte Lösung zeigt den für Pentosen charakteristischen, ziemlich scharf begrenzten Absorptionsstreifen im Gelbgrün.

Man muss demnach annehmen, dass aus der Rübenscellulose

neben Hexosen (Glykose?) auch Pentosen bei hydrolytischer Spaltung durch Schnecken-Cytase hervorgehen.

Dieses Ergebniss liess erwarten, dass es in gleicher Weise auch gelingen würde, durch dasselbe Enzym die für gewisse Reservecellulosen charakteristischen Zucker (Mannose, Galaktose) zu erhalten. Wir wählten Dattelkerne, Kaffeebohnen und Weizenkleie, da die hydrolytische Spaltung der Cellulose bei diesen Objecten bereits genauer bekannt ist und die Producte derselben in allen drei Fällen charakteristische Verschiedenheiten aufweisen. Die Art der Behandlung der entsprechend zerkleinerten Samen war eine ganz analoge wie bei der Rübencellulose. Die Dattelkerne wurden auf einer Feile zu einem feinen Pulver zerrieben und zunächst wiederholt mit heissem Wasser extrahirt, um die darin in ziemlicher Menge enthaltenen, reducirenden Substanzen (Zucker) zu entfernen. Nachdem dies erreicht war, wurde eine Portion mit dem mehrfachen Volum 5—6fach verdünnten Schneckenmagensaftes (in 1‰ Salicylsäure) der Verdauung bei 30° C. unterworfen. Nach 24 Stunden wurde von dem Rückstand, der bei mikroskopischer Untersuchung neben körnigem Detritus (Eiweiss?) nur spärliche Reste von Zellmembranen erkennen liess, abfiltrirt und zunächst durch Ausäuern mit Essigsäure, Kochen und Zusatz von Alkohol (etwa das 5fache Volum) von Eiweiss befreit. Das alkoholische Filtrat wurde dann zum Syrup eingedampft und der Rückstand mit Wasser extrahirt. In der Lösung, welche stark reducierend wirkt und auch mit Hefe Gährung zeigte, liess sich mit genügender Sicherheit ein Zucker nachweisen, welcher nach seinem ganzen Verhalten als Mannose charakterisirt war.

Bekanntlich ist gerade diese amorphe Hexose, welche zuerst von E. Fischer aus dem Mannit dargestellt wurde, dadurch verhältnissmässig leicht zu erkennen, dass sie mit Phenylhydrazin ein in Wasser sehr schwer lösliches Hydrazon bildet ($C_6H_{12}O_5 \cdot N_2H \cdot C_6H_5$), und zwar schon bei gewöhnlicher Temperatur.

So gibt schon Reiss an, dass die von ihm aus Steinnussspähnen durch Kochen mit verdünnter H_2SO_4 erhaltene „Seminose“ in wässriger Lösung mit Phenylhydrazinacetat versetzt, „bereits in der Kälte fast sofort in ausserordentlich reichlicher Menge ein farbloses, in Wasser sehr schwer lösliches, krystallinisches Hydrazon bildete“. Der Schmelzpunkt der aus Alkohol auskrystallisirten Verbindung

wurde von Reiss bei 185—186° C. gefunden. Die Krystalle bilden kleine Tafeln von rhombischem Umriß. Nach E. Fischer liegt der Schmelzpunkt des Mannose-Hydrazons vor dem Umkrystallisiren bei 188°, nachher bei 195—200° C. Bei einem (nicht reinen) uns von H. Prof. Knorr freundlichst überlassenen Präparat lag der Schmelzpunkt wesentlich tiefer (179° C.).

Wurde die wässrige Lösung des zuckerhaltigen Rückstandes, welchen wir beim Eindampfen der eiweissfreien Verdauungsflüssigkeit erhalten hatten, mit einigen Tropfen essigsaurer Phenylhydrazinlösung versetzt, so entstand sofort eine Trübung, welche sich bei mikroskopischer Untersuchung als aus undurchsichtigen, im durchfallenden Lichte schwarzen, in auffallenden, schneeweissen Kugeln bestehend erwies, an welchen zunächst noch keine deutliche krystallinische Structur zu erkennen war. Bald trat jedoch eine solche sehr deutlich hervor, und entstanden unter dem Deckglas des Präparates zahlreiche kleinere und grössere, kugelige Aggregate von farblosen, rhombischen Blättchen, welche oft in langen Reihen angeordnet waren (Fig. 19). Auch bildeten sich entlang der Ränder des Deckglases grössere Einzelkrystalle. Schöne rosettenförmige Drusen mit sehr gut entwickelten grossen Einzelkrystallen (farblose, rhombische Platten) entstehen sofort, wenn der Lösung mehr Phenylhydrazin zugesetzt wird (Fig. 20). Der krystallinische Niederschlag ist dann selbst in nur kleinen Mengen von Flüssigkeit so beträchtlich, dass man mit Leichtigkeit umkrystallisiren und Schmelzpunktbestimmungen anstellen kann. Aus einer (nicht reinen) Mannose-Lösung, welche wir ebenfalls Herrn Prof. Knorr verdanken, liessen sich unter gleichen Umständen genau dieselben sehr charakteristischen Krystalle und Krystalldrusen gewinnen.

Es dürfte hiernach wohl kaum ein Zweifel bestehen, dass die von uns erhaltenen Krystalle wirklich Mannose-Hydrazon sind, so dass Mannose als Spaltungsproduct der Reservecellulose der Dattel auch bei enzymatischer Lösung derselben wohl als sicher nachgewiesen gelten darf. Bezüglich des Vorhandenseins von Galaktose und Glykose sind wir leider nicht in der Lage, bestimmte Angaben zu machen. Was den ersteren Zucker anlangt, dessen Entstehen nach E. Schulze zu erwarten gewesen wäre, so reichte die verfügbare Substanzmenge nicht aus, um durch Bildung von Schleimsäure den sichern Nachweis zu führen.

In Form und Aussehen dem Glykosazon entsprechende, gelbe nadelförmige Krystalle entstanden zwar beim Erhitzen unserer Zuckerlösung mit Phenylhydrazin, doch lässt sich hieraus in Bezug auf das Vorhandensein von Glykose um so weniger ein sicherer Schluss ziehen, als bekanntlich das Osazon der Mannose mit dem der Glykose identisch ist.

Die Tollens'sche Probe auf Pentosen fiel vollkommen negativ aus.

Eine der Dattelkerncellulose ziemlich entsprechende Zusammensetzung besitzt nach den Untersuchungen von E. Schulze auch die Reservecellulose der Kaffeebohnen, die wir als nächstes Versuchsobject wählten, weil die Zellen sich als gänzlich stärkefrei erwiesen. Die unbedingt erforderliche feine Zerkleinerung der Kaffeebohnen bietet einige Schwierigkeiten, und sind wir Herrn Professor Pfeiffer hier zu Dank verpflichtet, welcher für uns eine grössere Menge der Samen mittelst einer im landwirthschaftlichen Institut befindlichen Maschine zermahlen liess. Das so gewonnene feine Pulver wurde zunächst mit Wasser und dann mehrmals (im Eisschrank) mit 0,5 % Kalilauge zum Zweck der Entfernung der Eiweisskörper extrahirt. Der Rückstand wurde dann erst mit kaltem und schliesslich mit heissem Wasser wiederholt ausgewaschen, bis das Waschwasser Fehling'sche Lösung nicht mehr reducirte, was anfangs der Fall war. Ueber Natur und Herkunft des Zuckers (denn um einen solchen handelte es sich wohl) sind wir nicht in der Lage genaueren Aufschluss zu geben.

Sobald keine Reduction mehr erfolgte (auch nicht nach Behandlung einer Probe mit Speichel), wurde der Rückstand getrocknet und dann mit verdünntem Schneckenmagensaft 48 Stunden lang bei 30° C. unter Zusatz von Chloroform digerirt. Dabei löste sich, wie die mikroskopische Untersuchung des ungelöst bleibenden Restes ergab, der grösste Theil der Zellwände auf, während Fett, körniger Detritus und verholzte Zellen der Schale übrig bleiben. Die abgegossene bräunliche Flüssigkeit erwies sich noch als ziemlich reich an Eiweiss, welches natürlich zu einem guten Theil auch aus dem Verdauungssaft herstammte. Durch Ansäuern mit Essigsäure, Kochen und reichlichen Alkoholzusatz wurde dasselbe entfernt und das zuckerhaltige Filtrat zum Syrup eingedampft. Eine mit Wasser stark verdünnte Probe desselben gab bei Zusatz von essigsaurem Phenylhydrazin in ausgezeichneter Weise eine reichliche krystallinische

Ausscheidung von Mannose-Hydrazon in den schon beschriebenen charakteristischen Formen.

Um die voraussichtlich auch vorhandene Galaktose nachzuweisen, wurden 5 g des Syrups mit 60 ccm Salpetersäure (vom specifischen Gewicht = 1,15) bis auf ein Drittel des Volums im Wasserbade eingedampft. Beim Abkühlen der Lösung entstand ein reichlicher, aus nadelförmigen Krystallen bestehender schneeweisser Niederschlag von Schleimsäure (Schmelzpunkt 210°).

Ob, wie als wahrscheinlich angenommen werden kann, in dem Zuckergemenge auch Glykose enthalten ist, liess sich mit Sicherheit nicht feststellen.

Nach den Untersuchungen von E. Schulze bestehen die Wände der Kleberzellen des Weizens und Roggens zum grössten Theil aus einer Hemicellulose, welche bei der hydrolytischen Spaltung Pentosen, und zwar Arabinose und Xylose liefert (vgl. oben). Es war demnach zu erwarten, dass dieselben leicht erkennbaren Zucker auch bei der enzymatischen Zerlegung enthalten würden. Die Tollens'sche Probe, in der oben angegebenen Weise angewendet, bietet anscheinend ein einfaches und untrügliches Mittel, um in der Verdauungsflüssigkeit einen Pentose-Gehalt zu constatiren. Dabei haben sich jedoch wider Erwarten gewisse Schwierigkeiten ergeben, die es nothwendig machten, die Kleie vor der Verdauung mit Schneckenmagensaft einer ziemlich umständlichen Vorbehandlung zu unterziehen. „Wenn man, wie E. Schulze (l. c.) angibt, fein zerkleinerte Weizenkleie mittelst Aether entfettet, durch Malzextract vom Stärkemehl, durch Behandlung mit kalter 0,25—0,5% Kali- oder Natronlauge so vollständig wie möglich von Eiweisssubstanzen befreit und dann gut mit Wasser auswäscht, so bleibt eine Masse zurück, welche ausser Zellhäuten nur minimale Mengen anderer Bestandtheile enthält.“ Beim Erhitzen eines solchen Präparates mit verdünnten Mineralsäuren enthält man eine Lösung von beträchtlichem Zuckergehalt, und liessen sich aus derselben Arabinose und Xylose isoliren.

Da sich herausstellte, dass durch Behandlung ausgekochter Weizenkleie mit Speichel die Stärke sich nur sehr schwer vollkommen entfernen lässt, während andererseits der eiweissreiche Inhalt der Kleberzellen von dem Schneckensaft überhaupt nicht angegriffen wird, und die Substanz der Zellwände möglicher Weise der Kalilauge gegenüber doch nicht ganz indifferent ist, so haben wir, da es uns eigent-

lich nur auf den qualitativen Nachweis von Pentosen ankam, die gut zerkleinerte (Weizen-)Kleie vor der Verdauung lediglich mit Wasser extrahirt. Es stellte sich jedoch heraus, dass schon hierbei eine nicht unerhebliche Menge von Pentosen in Lösung geht.

Uebergiesst man Kleie mit kochendem Wasser, so gibt die nach etwa $\frac{1}{4}$ stündigem Stehen abgegossene und filtrirte Flüssigkeit bei Anstellung der Tollens'schen Probe eine deutliche kirschrothe Färbung, sowie auch den charakteristischen Absorptionsstreifen zwischen *D* und *E*. Dasselbe ist der Fall, wenn man die Kleie mit Wasser 24 Stunden im Brütöfen bei etwa 30° C. extrahirt. Da diese Reaction nur von Pentosen oder von Substanzen, welche solche beim Erwärmen mit Säuren bilden, sowie nach Tollens von der freien und der gepaarten Glykuronsäure, aber von Hexosen und ihren Verwandten gegeben wird (vgl. H. Huppert, Analyse des Harnes S. 70, Wiesbaden 1898), so dürfte es wohl kaum einem Zweifel unterworfen sein, dass in der von uns verwendeten Weizenkleie Pentosen an sich schon vorhanden waren oder wenigstens bei der erwähnten Behandlung entstanden. Um daher den Verdauungsversuch mit Schneckensaft einwandfrei zu gestalten, musste versucht werden, ob es gelingt, durch Wasserextract schliesslich ein pentosenfreies Präparat zu gewinnen. In der That liess sich durch wiederholtes, mehrtägiges Ausziehen mit heissem Wasser und mit warmem Chloroformwasser im Brütöfen erzielen, dass der wässrige Extract der Kleie die Tollens'sche Probe nicht mehr gibt.

So vorbereitete Kleie wurde getrocknet und hierauf mit verdünntem Schneckenmagensaft 24 Stunden bei 30° C. digerirt. Wie die mikroskopische Untersuchung des Rückstandes ergab, bestand derselbe fast nur noch aus der ganz unverdaulichen Epidermis, sowie aus isolirten Kleberballen, während von den Wänden der die letzteren enthaltenden Zellen kaum noch Spuren nachweisbar waren.

Die abfiltrirte Lösung enthielt reichlich Pentosen und färbte sich bei Anstellung der Tollens'schen Probe dunkelkirschroth, reducirte ausserdem auch energisch Fehling'sche Lösung.

Man darf daher wohl annehmen, dass die von uns untersuchte „Cytase“ aus dem Magensaft der Schnecken die verschiedensten Cellulosen (resp. Hemicellulosen) in ganz analoger Weise hydrolytisch zu spalten ver-

mag, wie es bei anhaltendem Kochen mit verdünnten Mineralsäuren geschieht.

Literatur.

- 1) Heubner, Berichte über das Veterinärwesen im Königreich Sachsen f. d. Jahre 1858—59. Mitgetheilt von Süssdorf.
- 2) W. Henneberg und Stohmann, Beitr. z. Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer Heft 1 u. 2. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 21. N. F. Bd. 3 S. 613. 1885.)
- 3) Zuntz, Landw. Jahrb. Bd. 8 S. 103.
- 4) V. Hofmeister, Celluloseverdauung beim Pferde. (Arch. f. wiss. u. prakt. Thierheilkunde Bd. 11. 1885.)
- 5) H. Tappeiner, Unters. über die Gährung der Cellulose. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 20. N. F. Bd. 2 S. 52. 1884.)
— Nachträge dazu. (Ebenda Bd. 24. N. F. Bd. 6 S. 105. 1888.)
- 6) van Tieghem, Sur le Bacillus amylobacter et son rôle dans la putréfaction de la cellulose. (Compt. rend. Bd. 88. 1879.)
- 7) Popoff, Pflüger's Arch. Bd. 10.
- 8) Hoppe-Seyler, Ueber d. Gährung der Cellulose mit Bildung von Methan und CO₂. (Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 10 S. 401. 1886.)
- 9) H. Tappeiner, Ueber Sumpfgasgährung im Schlamm der Teiche, Sümpfe und Cloaken. (Ber. d. D. Chem. Ges. Bd. 16 S. 1740.)
- 10) V. Omeliansky, Sur la fermentation de la cellulose. (Compt. rend. T. 121 Bd. 19 p. 653. 1895.)
— Sur un ferment de la cellulose. (Ebenda T. 125 p. 970 u. 1131. 1897.)
- 11) W. v. Knieriem, Ueber d. Verwerthung d. Cellulose im thier. Organismus. (Festschrift. Riga 1884.)
— Ueber die eiweiss sparende Wirkung der Cellulose; Entgegnung. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 24. N. F. Bd. 6 S. 293. 1888.)
- 12) H. Weiske, Kommt der Cellulose eiweiss sparende Wirkung bei der Ernährung der Herbivoren zu? (Zeitschr. f. Biol. Bd. 24. N. F. Bd. 6 S. 553. 1888. Bd. 22. N. F. Bd. 4 S. 373. 1886.)
- 13) E. v. Wolff, Grundlagen für d. rationelle Fütterung des Pferdes. Neue Beiträge. Berlin 1887.
- 14) De Bary, Ueber einige Sklerotinen etc. (Botan. Zeitung Nr. 22—27. 1886.)
- 15) Ward, On a lily disense. (Ann. of Botany p. 317. 1888.)
- 16) Manaba-Miyoshi. (Pringsheim's Jahrb. Bd. 28. 1885.)
- 17) F. C. Newcombe, Cellulose-Enzyme. Vorläuf. Mitth. (Botan. Centralbl. Bd. 73 S. 105. 1898.)
- 18) R. Hartig, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878.
- 19) Rud. Reiss, Ueber d. Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. (Landw. Jahrb. von Thiel Bd. 18 S. 711. 1889.)

- 20) C. Sachs, Ueber d. Keimungsprocess der Dattel. (Botan. Zeitung 1862.)
— Ueber d. Stoffe, welche das Material z. Wachsthum der Zellhäute liefern. (Pringsheim's Jahrb. Bd. 3 S. 188. 1862.)
— Ueber d. Keimung der Samen von *Allium cepa*. (Botan. Zeitung. 1863.)
- 21) Grüssa. (Pringsheim's Jahrb. Bd. 26 S. 410. Bericht d. D. Botan. Ges. B. 12 S. 60 Taf. XIV u. XV. 1894.)
- 22) Brown und Morris, Ein celluloselösendes Enzym in den Würzelchen des Embryo von keimender Gerste. (Journ. Chem. Soc. Bd. 57 S. 503 und Ber. d. D. Chem. Ges. Bd. 25 S. 688.)
- 23) F. Reinitzer. (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 23 S. 175. 1897.)
- 24) Mac Gillawry. (Archiv neerland. Bd. 11 S. 394. Ref. Jahresber. f. Chem. Bd. 30 S. 982. 1877.)
- 25) P. Schmulewitsch, Ueber das Verhalten der Verdauungssäfte zur Rohfaser der Nahrungsmittel. (Bulletin de l'Acad. Imp. de St. Petersburg. 1879.)
- 26) N. Zuntz, Ueber d. Verdauung und den Stoffwechsel der Fische nach Versuchen von K. Knauth. (Du Bois Archiv p. 12. 1897/98.)
- 27) K. Knauth, Unters. über Verdauung und Stoffwechsel der Fische. (Zeitschr. f. Fischerei Jahrg. 5 S. 189. Herausg. von C. Weigelt. 1897.)
- 28) J. Frenzel. (Allgem. Fischereizeitung S. 271. München 1895.)
- 29) E. Yung, Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot. Bruxelles 1887.
- 30) D. Barfurth, Ueber d. Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber Th. I u. II. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22 u. 25.)
- 31) C. Voit, Anhaltspunkte f. d. Physiol. d. Perlenmuschel. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860.)
- 32) Sirodot, Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. (Ann. de sc. nat. Ser. 4 T. 10 p. 145.)
- 33) Schlemm, De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum. (Diss. Berlin 1844.)
— H. Karsten, Disquisitio mikroskop. et chemica hepatis et bilis Crustaceorum et Molluscorum. (Nova Acta Ser. 21 T. 1 p. 293.)
— H. Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate niederer Thiere. (Müller's Arch. S. 1. 1846.)
- 34) J. G. Fr. Will, Ueber die Gallenorgane wirbelloser Thiere. (Müller's Arch. 1848.)
- 35) F. W. Krukenberg, Ueber die Verdauungsorgane bei d. Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchia. (Heidelberger Unters. Bd. 2 S. 402. 1878.)
— Die Verdauungsvorgänge bei einigen Cephalopoden und Pulmonaten. (Ebenda S. 2.)
- 36) Hoppe-Seyler. (Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 2 S. 248. 1878.)
- 37) Bronn, Klassen und Ordnungen der Weichthiere Bd. III Abth. 2 S. 758. 1862—66.
- 38) Leon Fredericq, Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. (Bull. de l'Acad. R. de Belgique. Sér. 2 t. 46 p. 761. 1878. Arch. de Zool. expér. T. 7 p. 578. 1878.)

- Leon Fredericq, La digestion des matières albuminoïdes chez quelques invertébrés. (Ebenda.)
- 39) J. Frenzel, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. (Nova Acta Bd. 48. 1888. Biolog. Centralbl. Bd. 3 Nr. 11 p. 323.)
- 40) Krukenberg, Vergl. physiol. Studien a. d. Küsten der Adria Abth. 2 p. 59.
- 41) Hammarsten. (Pflüger's Arch. Bd. 36 S. 373. 1885.)
- 42) Hammarsten, Smärre bidrag til Kännedomen om spottens verkan på stärkelse. (Upsala läkeref. forh. Bd. 6 p. 471. Ref. Malys Jahresber. Bd. 1 f. d. J. 1871.)
- 43) Bütschli, Vorläuf. Bericht über fortges. Unters. an Gerinnungsschäumen, Sphaerokrystallen und die Structur von Cellulose- und Chitinmembranen. (Verhandl. d. Naturhist. Ver. zu Heidelberg. N. F. Bd. 5. 1894.)
- 44) Gardiner, Die Histologie der Zellwand mit bes. Rücksicht auf die Art der Verbindung der Zellen. (Proceed. of the R. Soc. vol. 62 p. 100. 1897.)
- 45) W. Hoffmeister, Die Rohfaser und einige Formen der Cellulose. (Landw. Jahrb. Bd. 17 u. 18. 1888.)
- 46) Wieler. (Landw. Versuchsstation Bd. 32 S. 307.)
- 47) E. Schulze, Zur Chemie der pflanzl. Zellmembranen. (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 14 u. 16.)

Figurenerklärung.

- Fig. 1. Dünner Schnitt durch das Endosperm von Zea Mais mit Schneckenmagensaft verdaut; durch Lösung der Stärkekörner ist das Plasmanetz, in dessen Maschen diese lagen, völlig isolirt. (Zeiss D. Oc. 3.)
- Fig. 2. Schnitt durch das normale Endosperm der Dattel. (Zeiss D. Oc. 3.)
- Fig. 3. Ein ebensolcher nach kurzer Behandlung mit Schneckensaft. An Stelle der Mittellamellen treten schmale helle Spalträume auf. Die stärkere Lichtbrechung der Verdickungsschichten ist durch dunkle Schattirung angedeutet.
- Fig. 4. Dattelendosperm. Weiter vorgeschrittene Verdauung. (Zeiss D. Oc. 3.)
- Fig. 5. Dattelendosperm. Noch späteres Stadium: die starklichtbrechende Substanz liegt in Form unzusammenhängender Schollen innerhalb des blassen homogenen Restes der ursprünglichen Verdauungsschichten.
- Fig. 6. Dattelendosperm. Letztes Verdauungsstadium vor gänzlicher Lösung der Zellwände, welche immer noch als ganz blasse Ringe erkennbar sind.
- Fig. 7. Dattelendosperm mit Krebsmagensaft verdaut. (Zeiss D. Oc. 3.) Starkes Hervortreten der Mittellamellen zwischen den blassen homogenen Verdickungsschichten.
- Fig. 8. Schnitt durch d. Endosperm der Steinnuss (Phytelephas). Normal.
- Fig. 9. Ebensolcher Schnitt nach 12stünd. Einwirkung von Schneckenmagensaft; beginnende Spaltung entlang der Mittellamelle. (Zeiss D. Oc. 3.)
- Fig. 10. Ebensolcher Schnitt nach 24stünd. Verdauung; sehr vorgeschrittene Corrosion.

- Fig. 11. Partie des vorigen Präparates stark vergrößert (Zeiss $\frac{1}{12}$ homogen Immers. Oc. 8). Sehr deutliche Wabenstructur.
- Fig. 12. Schnitt durch den normalen Kotyledonen von *Tropaeolum*. (Zeiss D. Oc. 8.)
- Fig. 13. Ebensolcher Schnitt mit Schneckensaft verdaut; beginnende Lösung der Verdickungsschichten. (Zeiss D. Oc. 8.)
- Fig. 14. Weiteres Verdauungsstadium; es sind fast nur noch die Mittellamellen erhalten.
- Fig. 15. Schnitt durch eine Kaffeebohne. (Zeiss D. Oc. 8.)
- Fig. 16. Ein ebensolcher nach kurzer Verdauung mit Schneckensaft.
- Fig. 17. Kleberzellen von Weizenkleie (ohne Inhalt gezeichnet); in der Mitte sind die schmalen Porencanäle angedeutet. (Zeiss D. Oc. 8.)
- Fig. 18. Ebensolcher Präparat mit Schneckensaft verdaut; intralamellare Lösung der stark lichtbrechenden Substanz; die Innenlamellen sind noch erhalten; ebenso Reste von jener (die dunkel gehaltenen Theile).
- Fig. 19 u. 20. Krystalle von Mannose-Hydrazon. (Zeiss D. Oc. 8.)
- Fig. 21. b) Theil eines Querschnittes durch einen Kartoffelkrautstengel;
a) ein solcher nach Verdauung mit Schneckensaft; bloss die verholzten Zellen sind erhalten.
-

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Halle a./S.)

Ueber Schwankungen des Vagusstromes bei Volumänderungen der Lunge.

Von

Dr. **Max Lewandowsky**, Berlin.

Nach der von Hering und Breuer¹⁾ aufgestellten Theorie von der „Selbststeuerung der Athmung“ werden sowohl Inspiration als Expiration durch den Vagus angeregt, in der Weise, dass durch eine von dem Ausdehnungszustand der Lunge abhängige, also mechanische Reizung bei der Inspiration expiratorisch (inspirationshemmend), bei der Expiration inspiratorisch auf dem Wege des Reflexes das Athemcentrum beeinflussende Vagusfasern erregt werden. Hering und Breuer kamen zu dieser Theorie auf Grund ihrer bekannten Experimente über die Folgen der Lungenaufblasung und des Lungen-collapses. Diese Lehre ist wohl allgemein angenommen worden. Von Gad²⁾ ist sie ein wenig modificiert worden dahin, dass er der inspiratorischen Erregung bei normaler Athmung keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung beimisst, aber die Deutung des Lungen-collapses als durch Erregung inspiratorischer Fasern bedingt ausdrücklich anerkennt. Boruttau³⁾ nimmt nur eine Faserart an, die, bei der Inspiration erregt, Expiration, bei der Expiration mittelst eines noch unbekannten „tetanisirenden“ Momentes erregt, Inspiration veranlassen solle. Kann über die Deutung der Inspirationshemmung bei Lungenaufblasung (Inspiration) kein Zweifel sein, so sind, wie man sieht, ebenso alle genannten Autoren darüber einig, dass die bei Lungen-collaps (Expiration) eintretende inspiratorische

1) Breuer, Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. d. Wien. Akademie Bd. 58. 1868. Vorgelegt von E. Hering.

2) Gad, Die Regulirung der normalen Athmung. Du Bois-Reymond's Archiv 1880. S. 1.

3) Boruttau, Untersuchungen über den Lungenvagus. Pflüger's Archiv Bd. 61 S. 53.

Wirkung die Folge einer Reizung von Vagusendigungen in der Lunge sei.

Ich habe zuerst in einer früheren Arbeit¹⁾ zu beweisen versucht, dass die inspiratorische Wirkung des Lungencollapses nicht Wirkung einer besonderen Reizung, sondern Folge des Ausfalles der Erregung von inspirationshemmenden Vagusfasern sei, besonders auf Grund des Experimentes, dass die Athmungsform, welche auftritt nach Durchschneidung eines Vagus und Anlegung eines Pneumothorax auf der contralateralen Seite genau dieselbe ist, wie nach Durchschneidung beider Vagi; dass speciell die inspiratorischen Veränderungen der Athmung nach Pneumothorax nicht etwa die der Reizung des Vagusstammes mit Inductionsströmen, sondern eben die des Vagusaufalles sind. Diese Thatsache ist inzwischen von Boruttau²⁾ bestätigt worden. Nachdem ich einige von ihm gemachte Einwände widerlegt habe³⁾, giebt Boruttau in seiner letzten Arbeit⁴⁾ über diesen Punkt auch die Richtigkeit meiner Theorie im Wesentlichen zu. Nur glaubt er, dass hinter den von mir nachgewiesenen Ausfallserscheinungen bei Lungencollaps noch wirkliche Reizerscheinungen verborgen sein könnten, welch' letztere durch die Stärke der ersteren verdeckt würden. Beweise dafür bringt er nicht vor, eine meiner Curven soll nach Lungencollaps eine Beschleunigung der Athmung zeigen, die nach doppelter Vagussection nicht vorkommen soll. Nicht einmal die Thatsache dieser Verschiedenheit kann ich zugeben. Beschleunigungen der Athmung nach doppelseitiger Vagussection kommen vielmehr auch vor, und es kommt nur auf die Form der Athmung (verlängerte Inspiration) dabei an. Auch Boruttau selbst scheint wohl seine Einwände nicht mehr für sehr schlagend zu halten, wenn er mit den Worten schliesst: „So schwer es auch sein mag, die Mitwirkung einer ‚physiologischen Vagusreizung‘ bei der normalen Inspiration zu beweisen, für widerlegt halte ich sie darum doch nicht.“

1) Lewandowsky, Die Regulirung der Athmung. Du Bois-Reymond's Archiv 1896. S. 195.

2) Boruttau, Weitere Erfahrungen über die Beziehungen des N. vagus zur Athmung und Verdauung. Pflüger's Archiv Bd. 65 S. 32.

3) Lewandowsky, Ueber den Lungenvagus. Centralbl. f. Physiol. 1896. Heft 20.

4) Boruttau, Nochmals über den Lungenvagus. Centralbl. f. Physiol. 1897. Heft 26.

Von dem berichteten Experiment, aus dem hervorgeht, dass die durch die Vagi vermittelte Inspirationshemmung gleich Null wird erst bei Lungencollaps, ausgehend, stellte ich nun für die normale Athmung die Theorie auf, dass das Athemcentrum dauernd unter dem Einfluss einer Inspirationshemmung steht, welche nur in ihrer Intensität derart schwankt, dass sie auf der Höhe der Expiration am geringsten, auf der Höhe der Inspiration am stärksten ist, dass die Vagi weit entfernt davon, wie das nach der Hering-Breuer'schen Lehre sein müsste, den Eintritt der Inspiration zu befördern, denselben vielmehr erschweren, und dass das automatisch thätige coordinirende Athemcentrum sich die Inspiration gegen die Vagi erzwingt.

Es gab nun noch einen Weg, um die Frage zu entscheiden, ob bei der Inspiration eine Erregung des Vagus statt hat oder nicht, das war die Beobachtung der elektrischen Erscheinungen am Nervus Vagus. Findet sowohl bei der Inspiration, als auch bei der Expiration (beziehungsweise Aufblasung und Collaps der Lunge) eine Erregung von irgendwie gearteten oder wirkenden Vagusfasern statt, so müssen den Vagus bei jedem Athemzuge zwei negative Schwankungen durchlaufen; findet eine Erregung nur bei der Inspiration statt, die bei der Expiration absinkt, so muss bei der Inspiration eine negative Schwankung erfolgen, welche bei der Expiration wieder zurückgeht. Gelingt es nun, die dem Vagus von seinen Lungenendigungen aus zugeführten Erregungen abzufangen, d. h. am Galvanometer zu beobachten, so würden solche Versuche eine möglichst objektive Entscheidung der vorliegenden Frage geben.

Solche Versuche hatte ich (am Capillarelektrometer) schon vor zwei Jahren angestellt, dieselben waren wohl an der zu geringen Empfindlichkeit des benutzten Instrumentes gescheitert. In diesem Sommer an einem sehr empfindlichen Galvanometer (nach Deprez-d'Arsonval¹⁾) wieder aufgenommene Experimente hatten Erfolg.

Die Versuche wurden zunächst am spontan athmenden Thier (Kaninchen) in folgender Weise ausgeführt. Das gut aufgebundene Thier wurde tracheotomirt, die Vagi in möglichst grosser Aus-

1) An demselben Instrument ist vor Kurzem von Bernstein die negative Schwankung am motorischen Froschnerven bei (künstlicher) reflectorischer Reizung nachgewiesen worden. Arch. f. Psychiatrie Bd. 30 Heft 2.

dehnung schonend freipräparirt, möglichst hoch oben am Halse mit scharfer Scheere durchschnitten, und dann das periphere Ende des Vagus mit Hülfe eines weichen Pinsels auf zwei Thonstiefelelektroden gebracht. Dabei ist darauf zu achten, dass erstens genau der Querschnitt anliegt, und zweitens die Elektroden an keiner Stelle mit den Weichtheilen des Halses, die durch stumme Assistenten zurückgehalten werden (durch Haare u. dergl.), in Berührung kommen. Da der Nervenstrom immer den Spiegel des Galvanometers über die Scala hinauswarf, so wurde er in allen Fällen durch den Strom eines Daniell mit Hülfe eines Rheochord compensirt.

Beobachtet man nun bei ruhiger spontaner Athmung des Thieres, so sieht man am Galvanometer keine Schwankungen¹⁾, sondern gewöhnlich nur ein allmäliges Wandern des Galvanometerspiegels nach der negativen Seite — offenbar ein Zeichen der allmäligen Abnahme des Nervenstroms. Nur selten sieht man ein ebensolches Wandern nach der positiven Seite. Wir gingen daher sofort dazu über, den Erfolg des Hering-Breuer'schen Versuches am Galvanometer zu beobachten.

Die Ausdehnung der Lunge wurde bewirkt bei geschlossenem oder geöffnetem Thorax, d. h. einer Pleurahöhle, durch Aufblasen von der Trachea aus, oder nach Einsetzen einer möglichst luftdicht abschliessenden Canüle in die Thoraxwand, durch Ansaugen von der Pleurahöhle aus, der Collaps bei geschlossenem Thorax durch Ansaugen von der Trachea aus, bei geöffnetem entweder durch Öffnen der Pleural- oder der Trachealcantüle.

Der Erfolg der Lungenausdehnung war eine negative Schwankung bis zu 10 Scalenth., die bei Lungen-collaps wieder zurückging. Der Erfolg des Collabirens war entweder Null oder eine positive Ablenkung um 1—2 Scalenth., nie eine negative Schwankung.

Die Versuche am spontan athmenden Thier sind um deswillen unbequem, weil das Thier besonders bei stärkerer oder längerer Aufblasung häufig Abwehrbewegungen, auch spontane Schluckbewegungen macht, und jede Muskelbewegung am Halse starke Schwankungen am Galvanometer verursachen kann, die, wenn der Beobachter auch

1) Es erklärt sich das durch die Trägheit der schwingenden Theile des Galvanometers. Am Capillarelektrometer von genügender Empfindlichkeit würde man wohl auch bei spontaner Athmung Schwankungen beobachten können.

immer sofort den Verdacht einer Störung ausspricht, doch immerhin als solche empfunden werden. Wir schritten daher bald dazu, die Versuche am curarisirten und künstlich geathmeten¹⁾ Thier anzustellen, und der Gang des Experimentes gestaltete sich dann gewöhnlich folgendermaassen.

Auf das Zeichen des Beobachters, dass der Galvanometerspiegel einigermaassen stillstehe, wurde zunächst die künstliche Athmung unterbrochen, somit Collaps erzeugt. Nach einer Pause von etwa 5 Secunden, welche dem Beobachter genügte, um den etwa veränderten Stand des Galvanometers abzulesen, wurde dann durch Aufblasen von der Trachea aus die Lunge ausgedehnt, der zuführende Schlauch abgeklemmt und so der erreichte Ausdehnungszustand gewöhnlich eine Minute lang erhalten. Während dieser Zeit notirte der Beobachter in Abständen von je 10 Secunden den Galvanometerstand. Dann wurde durch Öffnen des zuführenden Schlauches wieder Collaps erzeugt, wieder abgelesen, dann die künstliche Athmung wieder aufgenommen und nun zum letzten Male der Stand des Galvanometers abgelesen (vgl. das beigefügte Versuchsprotokoll). Die Versuche sind am curarisirten Thier so bequem, dass man in verhältnissmässig kurzer Zeit grosse Reihen von Versuchen anstellen kann.

Durch Controlversuche (Exstirpation der Lunge, Zuklemmen des Bronchus und dann Aufblasen von der Trachea aus) wurde festgestellt, dass eine Zerrung des Vagusstammes am Halse an dem Erfolge des Experimentes nicht betheiligt war, sondern dass derselbe vielmehr allein von dem Ausdehnungszustand der Lunge selbst abhängig war, und zwar in folgender Weise.

Der Lungencollaps nach künstlicher Athmung bringt in der grossen Mehrzahl der Fälle eine Ablenkung nach der positiven Seite um einen oder einige Scalenth. hervor, in der Minderzahl ist er ohne Erfolg (hierher sind auch die sehr häufigen Fälle gerechnet, wo der Beobachter später angab, dass in der Wanderung des Galvanometerspiegels nach der negativen Seite ein deutliches Halt eingetreten

1) Am künstlich geathmeten Thier hatten wir einige Male den Eindruck, dass jede stärkere Aufblasung (etwa 20 in der Minute) dem allerdings schon in langsamer Wanderung begriffenen Spiegel einen kleinen Ruck nach der negativen Seite hin gäbe.

wäre, das doch offenbar einer positiven Ablenkung gleichzusetzen ist). Nie bewirkt Lungencollaps eine negative Schwankung¹⁾.

Die nun folgende Lungenaufblasung hat nun immer eine beträchtliche negative Schwankung (bis zu 25 Scalenth.) zur Folge. Der quantitative Unterschied gegenüber dem spontan athmenden Thier erklärt sich daraus, dass die Aufblasung erstens nach vorherigem Collaps erfolgt und zweitens beim curarisirten Thier auch weiter getrieben werden kann²⁾. Hält man die Ausdehnung der Lunge nun eine Minute aufrecht, so geht die negative Ablenkung mehr oder weniger wieder zurück, nie aber so weit, dass die Wirkung des nun folgenden Collapses dadurch verdeckt wird.

Dieser Lungencollaps hat nun immer ein Zurückgehen der negativen Ablenkung um mehrere Scalenth. zur Folge. Dass der Anfangsstand meist nicht wieder erreicht wird, beruht offenbar auf einer inzwischen stattgehabten Abnahme des Nervenstroms. Nie hat Lungencollaps eine andere als positive Wirkung, d. h. als ein Zurückgehen der negativen Ablenkung.

Die endliche Wiederaufnahme der künstlichen Athmung bewirkt in fast allen Fällen eine negative Ablenkung um 1—2 Scalenth.³⁾.

Was die Deutung der mitgetheilten Beobachtungen anlangt, so ist zunächst die positive Ablenkung nach Aussetzen der künstlichen Athmung und die negative nach Wiederaufnahme derselben der Ausdruck der Thatsache, dass während der Athmung eine dauernde Erregung der Vagi statthat.

Die negative Schwankung bei Lungenaufblasung ist die Bestätigung der seit Hering und Breuer allgemein gemachten Annahme, dass bei Ausdehnung der Lunge eine Erregung der Vagusendigungen erfolgt. Dass diese negative Schwan-

1) In einem Versuch beobachteten wir einige Male eine negative Schwankung etwa 2 Secunden nach dem Collaps. Nach Revision der Versuchsanordnung blieb dieselbe dauernd aus, war also sicher auf einen Versuchsfehler zurückzuführen, den wir aber nicht ausfindig machen konnten.

2) Dass die Grösse der negativen Ablenkung abhängig ist von der Stärke der Aufblasung, wurde auch durch Versuche festgestellt, in denen erst schwach, dann stark aufgeblasen wurde. Man bekommt dann 2 negative Schwankungen (vgl. Versuchsprotokoll).

3) Versuche am toten Thier anzustellen, ist nicht von Vorthail. Immerhin haben wir noch 25 Minuten nach dem Tode des Versuchsthieres eine negative Schwankung bekommen. Es schien jedoch einige Male, als wenn sie trotz der dauernden Ausdehnung der Lungen schneller zurückgehe als beim lebenden Thier.

kung bei gleichbleibender Lungenausdehnung etwas absinkt, ist wohl durch eine Ermüdung der Nervenendigungen den in vorliegenden Versuchen sowohl in Bezug auf Stärke, wie Dauer übernormalen Reizen gegenüber erklärt. Jedenfalls ist dieses Absinken nie so stark, dass ein Zweifel darüber bestehen könnte, dass es sich um eine Dauererregung und nicht etwa um eine momentane Reizung handelt.

Bei Lungencollaps nach Lungenaufblasung sowohl, als nach künstlicher Athmung tritt nun nie eine negative Schwankung ein, sondern im Gegentheil ein Zurückgehen der bestehenden negativen Ablenkung. Dadurch wird, soweit sich das mit dem Galvanometer überhaupt beweisen lässt, bewiesen, dass bei der Expiration keine Erregung von Fasern (nach Hering und Breuer und den anderen genannten Autoren) zu Stande kommt, sondern dass eine bestehende, und zwar die durch die Inspiration erzeugte Erregung absinkt, wie das allein mit der von mir aufgestellten Theorie in Einklang zu bringen ist. Denn dass die Wirkungen des Lungencollapses und der Lungenaufblasung in Parallele zu bringen sind mit der normalen Expiration und Inspiration, dürfte einem Widerspruch wohl nicht begegnen. Direct die Schwankungen des Vagusstromes bei normaler Athmung zu beobachten, müsste mit Hülfe genügend empfindlicher Capillarelektrometer unschwer gelingen.

Die mitgetheilten Versuche stellen einen neuen, und zwar den dritten gelungenen Versuch dar, die negative Schwankung auch als Erfolg der adäquaten Reizung der Nervenendigungen am centripetalleitenden Nerven sichtbar zu machen. Der erste ist bekanntlich von Kühne und Steiner¹⁾ am Opticus bei Belichtung der Retina unternommen worden. Ferner ist die negative Schwankung bei mechanischer Erregung der Salvi'schen Bläschen der Torpedineen von S. Fuchs²⁾ wahrgenommen worden. Diese Versuche unterscheiden sich von den vorliegenden dadurch, dass es sich in beiden Fällen um Sinnesorgane handelt, und dass die negative Schwankung erst zur Beobachtung kommt, nachdem sie Ganglienzellen passirt hat. Es wäre nicht unmöglich, dass hierdurch ein

1) Kühne und Steiner, Untersuchungen aus dem physiologischen Institut zu Heidelberg Bd. 4. 1881.

2) S. Fuchs, Pflüger's Archiv Bd. 59.

Unterschied bedingt würde, was wohl nur am Capillarelektrometer festzustellen wäre. Ferner sind meine Versuche — soweit ich sehen kann — überhaupt die ersten, durch welche die negative Schwankung bei adäquater Reizung centripetalleitender Nerven am Warmblüter nachgewiesen ist.

Herrn Professor Bernstein sage ich für sein Interesse und seine Unterstützung bei dieser Arbeit meinen ergebenen Dank.

Versuchsprotokoll (V)¹⁾.

Grosses braunes Kaninchen. Tracheotomie. Curare. Künstliche Athmung. Der rechte Vagus abgeleitet. Strom compensirt. Zusammenstellung einiger Versuche:

	I		II ²⁾		III	
	Sc.	A.	Sc.	A.	Sc.	A.
Künstliche Athmung	368	—	460	—	409	—
Collaps	370	+ 2	461	+ 1	411	+ 2
Aufblasung ³⁾	360	— 10	440	— 21	390	— 21
nach 10 Secunden	361	—	440	—	394	—
nach 20 Secunden	362	—	440	—	397	—
nach 30 Secunden	363	—	441	—	397	—
nach 40 Secunden	364	—	441	—	397	—
nach 50 Secunden ,	363	—	440	—	397	—
Collaps	370	+ 7	448	+ 8	405	+ 8
Künstliche Athmung	369	— 1	447	— 1	399	— 6

	IV		V		VI	
	Sc.	A.	Sc.	A.	Sc.	A.
Künstliche Athmung	388	—	364	—	347	—
Collaps	389	+ 1	367	+ 3	350	+ 3
Aufblasung ³⁾	369	— 20	343	— 24	335	— 15
nach 10 Secunden	369	—	345	—	338	—
nach 20 Secunden	370	—	350	—	339	—
nach 30 Secunden	372	—	350	—	338	—
nach 40 Secunden	372	—	349	—	338	—
nach 50 Secunden	373	—	348	—	338	—
Collaps	381	+ 8	356	+ 8	346	+ 8
Künstliche Athmung	375	— 6	353	— 3	341	— 5

Sc. = Stand der Scala. A. = Ablenkung.

1) Weitere Versuche siehe meine Doctordissertation. Halle a./S. 1898.
2) Vor II wurde ein neuer Querschnitt angelegt.
3) In dieser Rubrik findet sich das Maximum der negativen Schwankung.

Zwei Versuche mit zuerst schwacher, dann stärkerer Aufblasung
ergeben Folgendes:

	I		II	
	Sc.	A.	Sc.	A.
Künstliche Athmung	332	—	290	—
Collaps	332	0	292	+ 2
Schwache Aufblasung	322	— 10	281	— 11
nach 10 Sec. .	323	—	282	—
Starke Aufblasung	315 {	— 8 (— 17)	274 {	— 8 (— 18)
Collaps	330	+ 15	294	+ 20
Künstliche Athmung	328	— 2	291	— 3

 Bei künstlicher Athmung von etwa zwanzig in der Minute glaubt
der Beobachter bei jeder Aufblasung einen kleinen Ruck nach der
negativen Seite hin wahrzunehmen.

 Thier durch Verbluten getötet.

 Die negative Schwankung bei Aufblasung wird noch 10 Minuten
lang beobachtet, dann werden Controlversuche angestellt (Abbinden
des Bronchus, dann Aufblasung), welche negativ bleiben.

Entgegnung auf einen Angriff E. v. Cyon's.

Von

Dr. Rich. v. Zeynek.

Nach einjähriger Abwesenheit von Wien in das Laboratorium für medic. Chemie zurückgekehrt, erfuhr ich erst jetzt von der Kritik, welche E. von Cyon an der Arbeit „Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung rascher Veränderungen des Luftdruckes auf den Organismus, von DDr. R. Heller, W. Mager, H. v. Schrötter“ (dieses Archiv Bd. 67) geübt hat. Da ich auf Ersuchen der Verfasser für diese Arbeit die Gasanalysen ausgeführt habe und eine Stelle in v. Cyon's Kritik eine Bemerkung enthält, welche geeignet erscheint, die exacte Durchführung der Gasanalysen anzuzweifeln, fühle ich mich verpflichtet, die entsprechende Aufklärung über die Ausführung der Analysen zu geben; denn die genannten drei Herren haben in ihrer Erwiderung diesen Angriff nicht abgewehrt.

Die betreffende Stelle lautet (dieses Archiv Bd. 69 S. 94): „Die schöne Uebereinstimmung der gefundenen Stickstoffwerthe mit den vor uns von P. Bert bestimmten Zahlen spricht für die gewonnenen Resultate.“¹⁾

„Wenn man weiss, welche primitiven Methoden P. Bert, ‚ein Feind der Decimalstellen und ein Verächter der Logarithmentafeln‘, zu seinen Gasanalysen gebraucht hat, so kann diese ‚schöne Uebereinstimmung‘ nur als ein ominöses Zeichen gelten.“

Demgegenüber muss bemerkt werden, dass die unter meinem Namen publicirten Gasanalysen sämmtlich nach den Bunsen'schen gasometrischen Methoden im Wiener Laboratorium für medic. Chemie ausgeführt sind; dieses besitzt ein in jeder Beziehung tadellos ein-

1) Citat aus Heller's, Mager's und v. Schrötter's Arbeit, in von Cyon's Aufsatz ungenau wiedergegeben: „mit den von uns und von P. Bert ...“ Zum Mindesten ein charakteristisches Zeichen für die Qualität der Kritik!

gerichtetes Gaszimmer, in welchem jahraus jahrein zahlreiche Gasanalysen ausgeführt werden, sodass es sicherlich nicht an der nöthigen Sachkenntniss und Präcision bei deren Ausführung gefehlt hat. Es muss daher ein jede Begründung entbehrender Angriff, wie ihn v. Cyon in derart nicht sachlicher Form vorbringt, auf das Entschiedenste zurückgewiesen werden.

Hiermit ist diese Polemik auch für mich beendet.

Wien, Laboratorium für medic. Chemie.

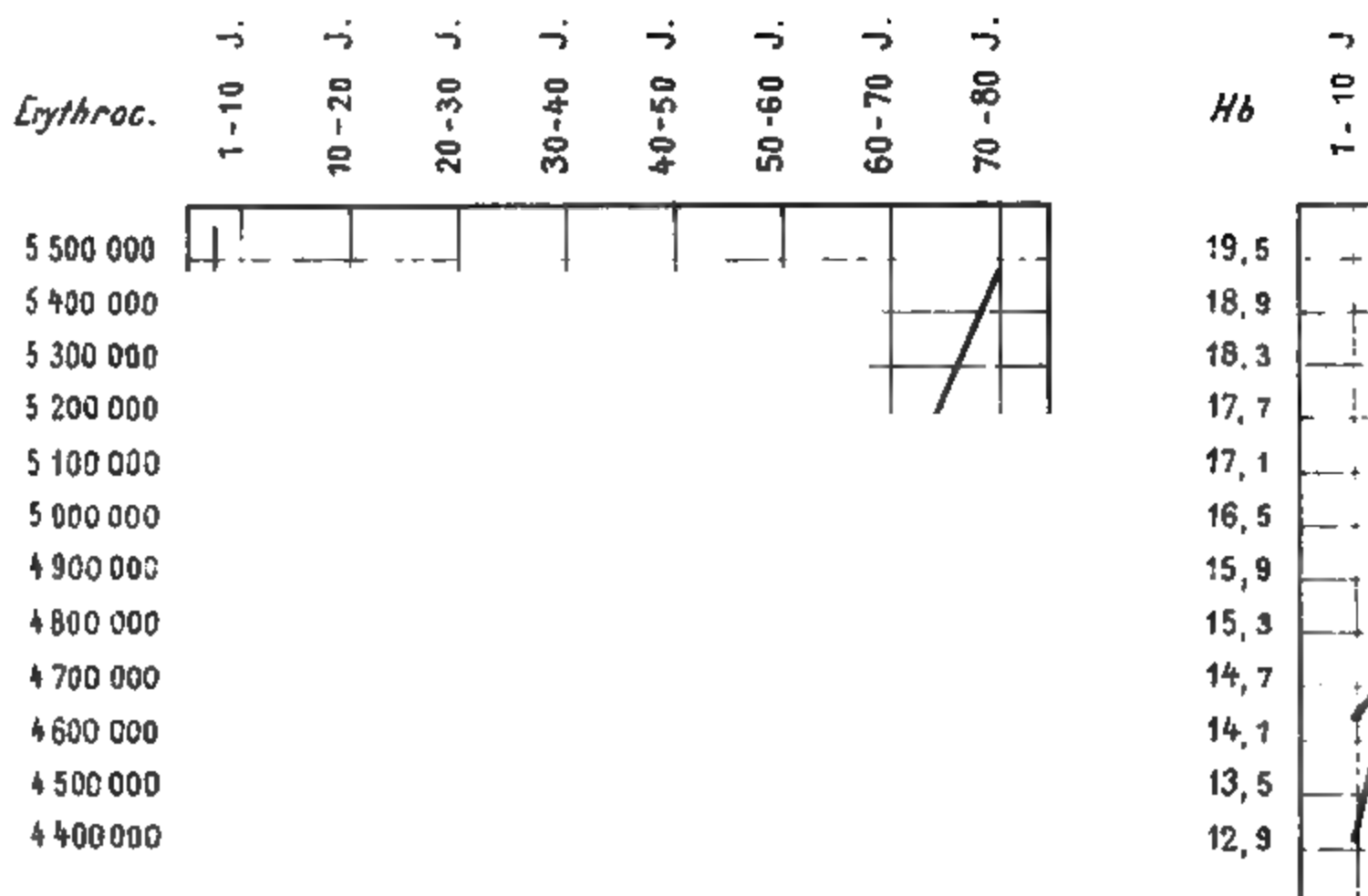


Fig. 1.

Leukoc.

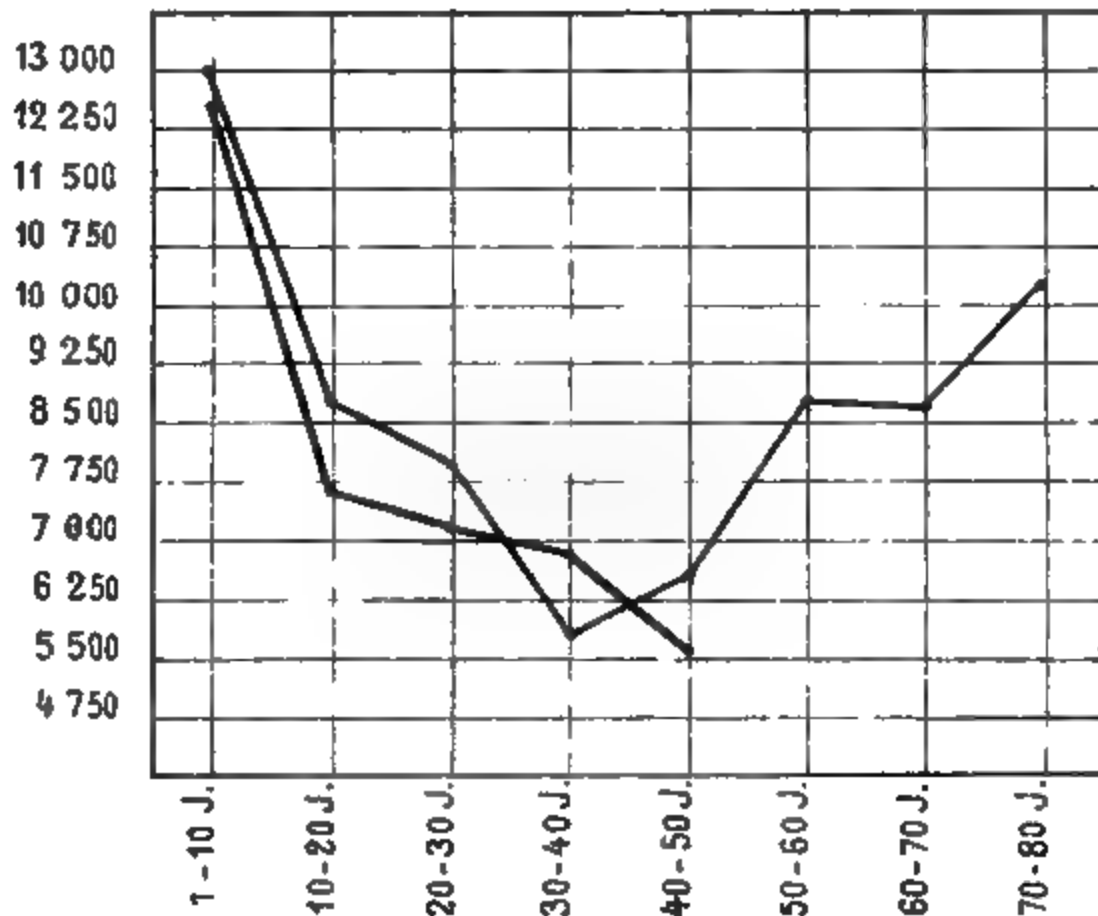


Fig. 3.

Fig 1-5 { Mär
Frau

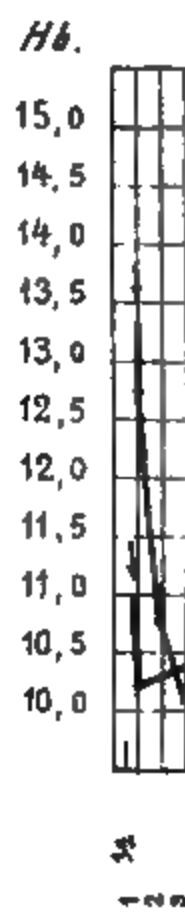


Fig. 8. nach Leichtenstern.

Hb.
15,8
15,7
15,6
15,5
15,4
15,3
15,2
15,1
15,0
14,9
14,8

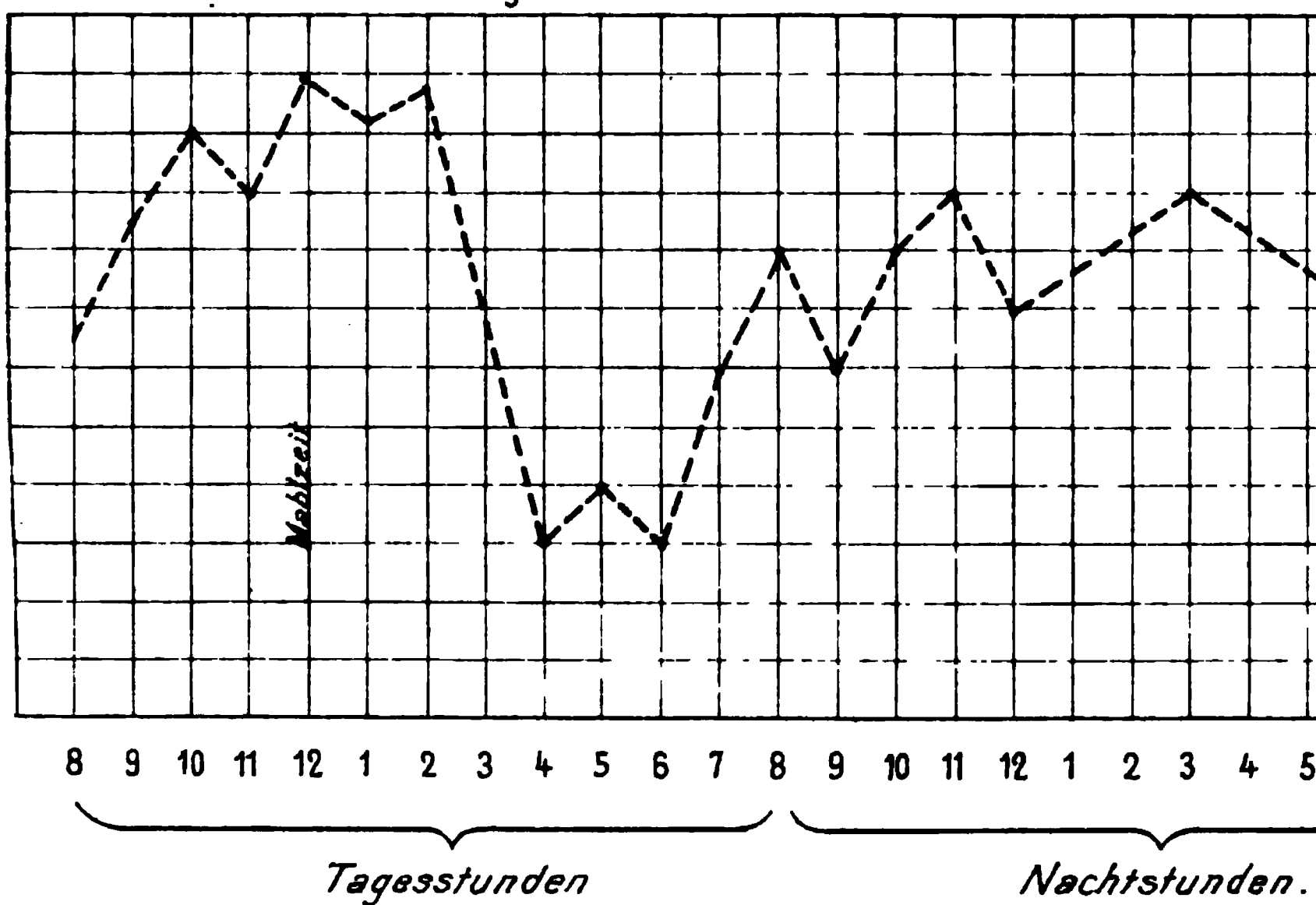
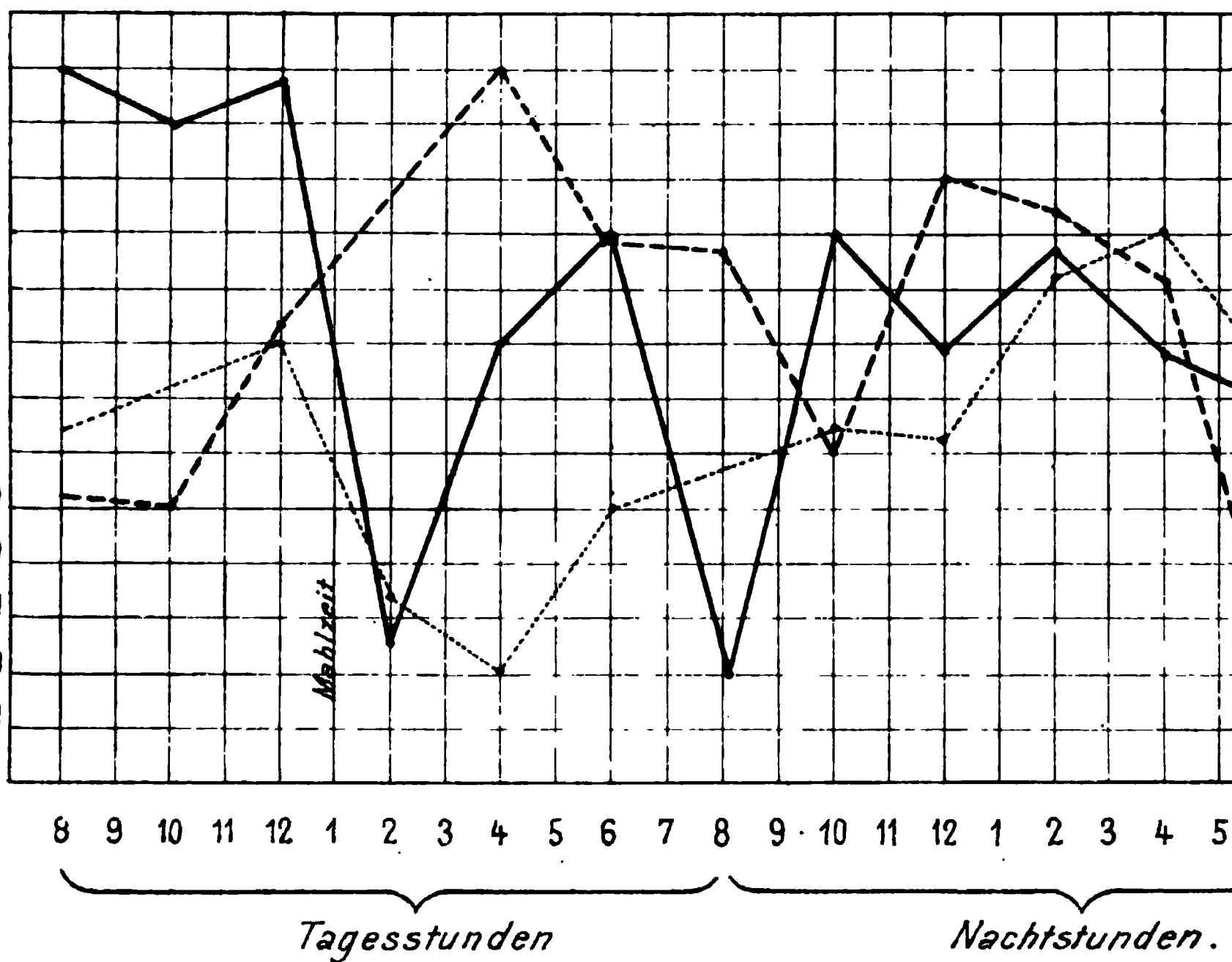


Fig. 10. nach Reinert.

Erythrocyt.

5 550 000
5 500 000
5 450 000
5 400 000
5 350 000
5 300 000
5 250 000
5 200 000
5 150 000
5 100 000
5 050 000
5 000 000
4 950 000



Untersuchungen über den Hämoglobingehalt und die Zahl der rothen und weissen Blutkörperchen in den verschiedenen menschlichen Lebensaltern unter physiologischen Bedingungen.

Von

Wilh. Schwinge, cand. med.

Von der Göttinger medic. Facultät gekrönte Preisschrift.

(Hierzu Tafel VIII und IX.)

Die Intensität der als Stoff- und Kraftwechsel zu definirenden Lebensäusserungen des thierischen und menschlichen Organismus ist bekanntlich abhängig von der Dauer seines Bestandes als solchen, mit anderen Worten, der Stoffumsatz wie auch die Leistungen sind verschieden in den verschiedenen Altersstufen.

Der Stoffwechsel, bzw. seine wichtigste Erscheinungsform, der Gaswechsel, ist im Kindesalter nicht nur relativ grösser als beim Erwachsenen wegen der im Verhältniss zur Masse grösseren Körperoberfläche, nach dem bekannten Fundamentalgesetz, sondern er ist auch absolut, d. h. auf die Oberflächeneinheit berechnet, grösser, was sich aus dem diese Periode charakterisirenden Vorgange des Wachstums und der damit verbundenen Arbeitsleistung ohne Weiteres erklärt (Andral und Gavarret, Söndén und Tigerstedt, Camerer u. A.). Diese Vorgänge lassen allmählig nach und weichen dem als Reifeperiode ganz allgemein zu bezeichnenden stationären Zustande des Umsatzes und der Leistungen, auf welchen später eine schliesslich zum unvermeidlichen Aufhören der Lebensfunctionen, dem physiologischen, natürlichen Tode führende Abnahme folgt:

Die Kraftquelle des thierischen Organismus liegt, wie die Entwicklung der physiologischen Chemie seit Lavoisier gezeigt hat, in der Oxydation („langsamen Verbrennung“) kohlenstoff- und wasserstoffhaltiger Atomcomplexe, welche mit dem Stickstoffgehalt der die

Hauptmasse des lebenden Körpers bildenden, je nach seinem Stoffwechselzustande (Wachsthum, Gleichgewicht, Abnahme) an Menge wechselnden, complicirten, eiweissartigen Verbindungen in eigenthümlicher Weise verknüpft zu sein scheint.

Die Aufnahme des für die in Rede stehenden Oxydationsprocesse nothwendigen Sauerstoffs, sowie die Abgabe der gasförmigen Oxydations-, resp. Zerfallsproducte von den Geweben vollzieht sich bei den höheren Thieren unter Vermittlung des Blutes.

Allgemein sind es in diesem gelöste, meist färbende organische Verbindungen, mit der Fähigkeit, den Sauerstoff chemisch locker zu binden, welchen speciell die Rolle der Zufuhr dieses Gases zu den Geweben zukommt. Bei den Wirbelthieren ist das betreffende Pigment in zu diesem Zwecke eigens differencirten, zelligen Elementen des Blutes als gleichsam flüssigen Gewebes enthalten, deren grosse Zahl die Zweckmässigkeit resp. Nothwendigkeit dieser Einrichtung ohne Weiteres einleuchten lässt, insofern es sich um eine Erleichterung oder überhaupt Ermöglichung des diffusiven Gasaustausches durch Oberflächenvergrösserung handelt. Es liegt nahe, dass der eben besprochene Einfluss der Lebensalter auf die Grösse des Stoff- resp. Gaswechsels sich auf die Menge des im Blute enthaltenen, als Sauerstoffträger functionirenden Farbstoffes, resp. die Zahl und damit Oberfläche der ihn enthaltenden Blutkörperchen äussern könnte.

Zwar haben neuere Untersuchungen (Hüfner, Vierordt, Meyer und Biarnès) gezeigt, dass im Blut des normalen Organismus stets ein Ueberschuss ($\frac{1}{9}$ bis $\frac{1}{8}$ des Ganzen) an Hämoglobin vorhanden ist, welcher bei aussergewöhnlichen Zufällen (Aufenthalt in verdünnter Luft, Blutverluste) rettend eintreten kann, so dass daran gedacht werden könnte, dass nur die Grösse dieses Ueberschusses, nicht aber der Gesamtgehalt in den verschiedenen Lebensaltern verschieden wäre. Näher liegt es, anzunehmen, dass der Ueberschuss constant und damit der Gesamtgehalt resp. die Blutkörperchenzahl von den Lebensaltern in demselben Sinne wie die Intensität der Lebensfunctionen beeinflusst sei, was sich in entsprechenden Schwankungen des relativen Hämoglobingehaltes, bezw. der Erythrocytenzahl in der Raumeinheit des Blutes ausdrücken würde, vorausgesetzt, dass das Verhältniss der Gesamtblutmenge zum Körpergewicht und die Concentration bezw. der Wassergehalt des Blutes vom Lebensalter nicht etwa überwiegend in besonderer Weise beeinflusst wird; es sei hier zum Voraus bemerkt, dass

nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung dies Letztere doch der Fall zu sein scheint.

Arbeiten, welche ausschliesslich auf den Einfluss der Lebensalter auf den Hämoglobingehalt u. s. w. des Blutes gerichtet wären, liegen in der Literatur bisher nicht vor, mit Ausnahme der später zu erwähnenden, speciell auf den Fötalzustand und die ersten Lebensmonate gerichteten Untersuchungen. Es ist dieser Einfluss indessen bei Gelegenheit mancher Untersuchungen constatirt worden, welche andere auf die Blutzusammensetzung wirkende Factoren betreffen.

Der Einfluss dieser Factoren, wie Rasse, Individualität, Geschlecht, physiologische Zustände (Ernährungszustand, tägliche Periode, sexuelle Functionen beim Weibe) muss sich mit dem Einfluss des Lebensalters an und für sich zu einer so complicirten Gesamtwirkung verbinden, dass eine sorgfältige literarische wie experimentelle kritische Berücksichtigung jedes einzelnen bei der Bearbeitung des Einflusses der Lebensalter durchaus nothwendig erscheint. In diesem Sinne habe ich die von der medicinischen Facultät der Göttinger Universität gestellte Preisaufgabe: „Untersuchungen über den Hämoglobingehalt und die Zahl der rothen und weissen Blutkörperchen in den verschiedenen menschlichen Lebensaltern unter physiologischen Bedingungen“ zu lösen gesucht.

Was die vorliegenden Methoden und speciell die von mir angewendete Technik anbetrifft, so benutzte ich zur Zählung der Blutkörperchen den bekannten Thoma-Zeiss'schen Zählapparat, welcher von Reinert⁵⁶⁾ hinsichtlich seiner Verlässlichkeit und Genauigkeit einer gründlichen Prüfung unterzogen ist.

Für die Bestimmung des Hämoglobins liegen die verschiedensten Methoden und Apparate vor, welche im Folgenden etwas näher beschrieben werden sollen.

Auf directem Wege durch Reindarstellung des Hämoglobins seine Menge festzustellen, ist in Folge der Umständlichkeit des dazu nöthigen Verfahrens nicht thunlich. Man hat deshalb Methoden erfunden, das Hämoglobin im Blute selbst durch Beurtheilung der je nach der Concentration wechselnden Farbenintensität — Colorimetrie — zu bestimmen. Der erste, welcher diesen Weg einschlug, war Welcker, indem er von normalem Blute verschiedene Verdünnungen anfertigte, welche er auf Papier eintrocknen liess und so als Vergleichsobject für anderes Blut benutzte. Eine Ver-

besserung des Verfahrens war der Ersatz des sich leicht verändernden Blutes durch schwach ammoniakalische Lösung von Carmin und Pikrinsäure unter Zusatz von etwas Glycerin (Rajewski, Quincke, Malassez⁴¹), Gowers). Dabei liess man Abweichungen des Verfahrens eintreten, insofern Quincke das zu untersuchende Blut unberührt liess, dagegen von der Pikrocarminlösung verschiedene Abstufungen herstellte, Malassez dieselbe Vergleichslösung in ein Hohlprisma brachte, welches an seinen verschieden dicken Stellen verschiedene Farbenintensität zeigte, Gowers dagegen von dem zu prüfenden Blute verschiedene Verdünnungen herstellte und mit einer gleichbleibenden Pikrocarminlösung verglich.

Da eine solche aber nach Untersuchungen von Lambling⁸⁵), Stierlin⁷⁰), Hoppe-Seyler u. A. in ihrer Farbenintensität sich allmählig ändert, so führte v. Fleischl¹⁸) an ihrer, resp. des Malassez'schen Hohlprisma Stelle einen Keil von Goldpurpurglas ein, welcher in verschiedenen Dicken auch verschiedene Farbenintensität zeigt. Aber auch hier sind mit der grossen Einfachheit der Handhabung eine Anzahl Fehlerquellen verknüpft, durch welche das Resultat nur annähernd genau wird, so dass das „Hämometer“ nur bei solchen Untersuchungen Verwendung finden kann, bei welchen es auf eine absolute Präcision nicht ankommt. Als verbesserungsbedürftig haben sich an dem ursprünglichen Fleischl'schen Instrument herausgestellt: die Dimensionen der Kammer, das unnöthig breite farbige Vergleichsfeld, die Capillarpipette und die Art der Graduierung.

Miescher⁴⁴) hat einen Apparat construiert, welcher diese Fehlerquellen vermeidet: bei dem neuen Hämometer ist die Kammer ein massiver Cylinder, welcher in der Richtung der Längsachse eine solche Durchbohrung hat, dass auf dem Durchschnitt senkrecht zur Achse nicht wie bei der Fleischl'schen Kammer ein Kreis, sondern ein langgezogenes schmales Rechteck sich zeigt. Durch eine dünne Platte wird die Cylinderhöhle in zwei gleiche Hälften zerlegt, und auf dem Durchschnitt sieht man jetzt zwei übereinander liegende, fast der Quadratform sich nähernde Rechtecke. Unten an der Kammer beginnt die Trennungswand mit der Cylindergrundfläche, oben steht sie bis zum Rande etwas über. Wird an die Unterfläche des Cylinders eine Glasplatte fest angepresst, so erhält man zwei gesonderte Kammern, deren eine mit Wasser, die andere mit Blutlösung beschickt wird. Bedeckt man schliesslich die

beiden gefüllten Räume mit einer Glasplatte, welche der eben erwähnten, überstehenden Trennungswand entsprechend eine Nuth hat, und setzt eine Hülse mit rechteckiger Oeffnung auf den Cylinder, so erblickt man, wenn Licht von unten her durch die Cylinderhöhle tritt, zwei über einander liegende Quadrate, deren eines gefärbt, das andere farblos ist. Störende Reflexe von den Wänden sind dadurch vermieden, dass die Oeffnung in der Hülse etwas kleiner ist als der Querschnitt der Cylinderbohrung. Im Uebrigen ist die Handhabung die gleiche wie beim ursprünglichen Fleischl'schen Instrument; die Herstellung der Blutlösung erfolgt mittelst einer verbesserten, sehr praktischen Mischpipette.

Eine andere Methode der Hämoglobinbestimmung im Blute ist diejenige mittelst des Spectralapparates: Hämoglobinlösung hat bekanntlich die Eigenschaft, bestimmte Theile des Spectrums zu absorbiren; abhängig von der Concentration ist die Stärke der Absorption (relative Breite der Absorptionsstreifen), durch deren Messung man also den Hämoglobingehalt bestimmen kann („Spectrophotometrie“; Preyer, Vierordt, Hüfner, Glan, Hénocque). Die betreffenden Methoden resp. Apparate können wohl recht genaue Ergebnisse liefern, doch setzt ihre Anwendung grosse Uebung voraus.

Endlich hat man auch noch die Eigenschaft des Hämoglobins zu seiner Bestimmung benutzt, Sauerstoff bis zu einem gewissen Procentsatz zu binden. Führt man nämlich alles Hämoglobin in der zu untersuchenden Flüssigkeit in Oxyhämoglobin über und treibt dann den Sauerstoff durch Einleiten von Kohlenoxyd vollständig aus, so kann man aus der Menge des freigewordenen Sauerstoffs auf die Hämoglobinmenge schliessen (Hoppe-Seyler, Hüfner, Gréhaut, P. Bert, Regnard u. A.). Diese Methode hat aber wegen ihrer Umständlichkeit und Fehlerhaftigkeit nicht sonderliche Verbreitung gefunden. Quinquaud benutzte nach dem Verfahren von Schützenberger die Affinität des Natriumhydrosulfits zum Sauerstoff und suchte aus der Menge dieses Salzes, welche zur Bindung allen Sauerstoffs erforderlich war, auf den vorhandenen Hämoglobingehalt zu schliessen. Eine andere Modification des erwähnten Principes stellt die Doppelpipette nach Hoppe-Seyler dar. Dieser verfertigte eine normale Kohlenoxyd-Hämoglobinlösung, deren Farbe der maximalen Empfindlichkeit des Auges für roth entsprach, und deren Hämoglobingehalt er vorher anderweitig berechnete. Das zu untersuchende Blut wurde nun gleichfalls der Kohlen-

oxydwirkung unterworfen, wodurch alles Hämoglobin in Kohlenoxydhämoglobin übergeführt wird, und dann bezüglich der Farbe mit der Normallösung in der Doppelpipette verglichen.

Den bisher besprochenen, mehr oder weniger directen Bestimmungsmethoden des Hämoglobins steht das Princip gegenüber, den Eisengehalt des Blutes zu bestimmen und auf Hämoglobin umzurechnen, indem man von der Annahme ausgeht, dass dieses letztere für eine bestimmte Thierart einen constanten Eisengehalt zeigt. Schon C. Schmidt⁶²⁾ hatte gefunden, dass das Blut 0,049 bis 0,051 % Fe enthält; da nun diese Eisenmenge fast ausschliesslich im Blutfarbstoff sich vorfand, so glaubte man berechtigt zu sein, aus dem Eisengehalt auf die vorhandene Menge Hämoglobin schliessen zu dürfen. Nach den bis dahin vorliegenden Angaben über den Eisengehalt hatte so z. B. Preyer⁶⁴⁾ die Hämoglobinmenge im Blute berechnet, war jedoch zu keinem richtigen Ergebniss gelangt, da er ungenaue Werthe zu Grunde legen musste; die geringe Menge des Eisens im Blute (nach Bunge, — s. dessen Lehrbuch der physiolog. Chemie, III Auflage, S. 88 — enthält das Gesamtblut eines 70 kg wiegenden Menschen 2,4 bis 2,7 g Eisen) brachte es dann weiter mit sich, dass man stets grosse Blutmengen zur Untersuchung verwenden musste. Nun scheint aber auch bei derselben Thierart der Eisengehalt des Hämoglobins absolut nicht constant zu sein; so fanden bei Hundehämoglobinkrystallen Hoppe-Seyler 0,43 %, Jaquet nur 0,358 % Eisen (cit. bei Jolles⁸¹⁾). Auch beim Menschen besteht nicht immer ein constantes Verhältniss zwischen Hämoglobin und Eisen. So sah Jolles im Stadium der Resorption bei einer Purpura haemorrhagica 50 % Hämoglobin nach v. Fleischl, während die erhaltenen Eisenwerte in Fleischl'sche Procente Hämoglobin umgerechnet nur 88 % ergaben. Es scheint sich also wegen der Schwankungen im Verhältniss von Eisen und Hämoglobin nicht rechtfertigen zu lassen, aus den bei Untersuchungen erhaltenen Eisenwerthen auf den Blutfarbstoffgehalt zu schliessen. Die Bestimmung des Eisengehaltes im Blut, welche in Folge der erforderlichen Blutmenge so ausserordentlich schwierig war, ist allerdings durch die Methoden von Lapicque⁸⁶⁾ und Jolles⁸¹⁾ bedeutend erleichtert; diese veraschen das Blut vollständig, führen das Eisen in Oxyd über, setzen eine Rhodanverbindung hinzu und suchen durch Vergleichung der Farbe mit derjenigen einer Normallösung den Eisengehalt zu bestimmen, ein Verfahren, welches wie es scheint, ziemlich genaue Werthe gibt.

Bei meinen Untersuchungen hat das Fleisch-Miescher'sche Hämometer Verwendung gefunden, welches mir nach den von Veillon⁷⁷⁾ angestellten Untersuchungen die genauesten Resultate zu ergeben schien. Zur Ausstellung eigener Controlversuche fehlte es mir leider an Zeit, so dass diese bis jetzt haben unterbleiben müssen.

Was die Wahl der Versuchspersonen betrifft, so erklärt sich aus naheliegenden Ursachen die Schwierigkeit, Material in grösserer Ausdehnung zu erlangen. Ich stellte meine Untersuchungen in meinem Wohnorte Eystrup (Provinz Hannover) an einer Anzahl gesunder Personen verschiedensten Alters an, bei denen auf Einhaltung einer möglichst gleichförmigen und normalen Lebensweise geachtet wurde; ferner untersuchte ich eine grössere Anzahl klinischer Patienten der Göttinger Universitäts-Augenklinik, deren Augenleiden derart war, dass ein Einfluss auf den Gesamtstatus ausgeschlossen werden konnte, resp. welche im Uebrigen gesund waren. Für die Ueberlassung dieses Materials, sowie eines geeigneten Arbeitsraumes sage ich dem Leiter der genannten Klinik, Herrn Geheimen Medicinalrath Professor Schmidt-Rimpler, meinen verbindlichsten Dank.

Nachdem durch Thierversuche festgestellt ist, dass die Unterschiede zwischen arteriellem und venösem Blut auf die Bestimmung des durchschnittlichen Farbstoff- und Körperchengehalts von parenchymatösen Blutproben keinen wesentlichen Einfluss ausüben, und nachdem von Leichtenstern⁸⁸⁾ und Reinert⁸⁶⁾ am Menschen bei Entnahme der Blutproben aus den verschiedensten Hautbezirken dasselbe constatirt ist (auch ich habe in Versuchen an mir selbst diese Einflusslosigkeit bestätigen können), wählte ich als Einschnittsstelle stets die Aussenseite des Vorderarms etwas über dem Handgelenk, da daselbst die Haut, weil dünn und verhältnissmässig arm an sensibeln Nervenendigungen, leicht und so gut wie schmerzlos eingeschnitten werden konnte. Dies geschah nach vorheriger sorgfältiger antiseptischer Reinigung der betreffenden Hautstelle mit einer spitzen Lanzette. Der unter Vermeidung jeder künstlichen Nachhülfe (Druck oder Quetschung der Haut) hervorquellende Blutstropfen wurde für Zählung der Erythrocyten in der üblichen Weise entnommen und verdünnt, zur Zählung der Leukocyten wurde $\frac{1}{2}$ %ige Essigsäure und für die Bestimmung des Hämoglobins 0,1 %ige Sodalösung als Verdünnungs- resp. auflösende Flüssigkeit

angewendet. Zum Theil habe ich auch Färbungen und Fixationen der Blutpräparate nach verschiedenen Methoden vorgenommen; die erste Eintübung der gesammten Methodik erfolgte mit Genehmigung des Herrn Geheimrath Meissner im Göttinger physiologischen Institut. Für die Ueberweisung mancher literarischen Hülfsmittel bin ich dem Assistenten des genannten Instituts, Herrn Privatdocenten Dr. Boruttau, zu besonderem Danke verpflichtet.

Die Zusammensetzung des Blutes im intrauterinen Leben ist von Mehreren untersucht worden, wobei thierische Föten mit herangezogen werden mussten, da nach der Natur der Sache nur wenig menschliche in lebendem Zustande zur Verfügung standen.

Was die geformten Bestandtheile betrifft, so geben Cohnstein und Zuntz¹⁰⁾ an, dass das fötale Blut deren stets weniger besitze als das mütterliche, und dass die Zahl der rothen Blutkörperchen mit der Reifung des Fötus allmählig zunehme, — was Denis¹⁸⁾ schon 1880 gefunden hatte und weiterhin auch durch Bethe⁶⁾ und Hayem²⁵⁾ bestätigt wird; abweichender Ansicht ist Scherenziss; indem er nämlich das specifische Gewicht des fötalen Blutes (1,0592) fast gleich demjenigen bei Erwachsenen (1,0607) fand, das Serum des Fötus dagegen specifisch leichter (1,0249 gegen 1,0283), schloss er darauf, dass die festen Bestandtheile des Blutes, und zwar die rothen Körperchen beim Fötus grösser oder zahlreicher sein müssten; zumal da der bekanntlich sehr wechselnde Gehalt an fibrinbildender Substanz hier nicht berücksichtigt ist, dürfte auf diese Angabe nicht besonders viel Wert zu legen sein.

Auch der absolute Hämoglobingehalt des fötalen Blutes soll nach Cohnstein und Zuntz¹⁰⁾ kleiner sein als derjenige des mütterlichen, die Hämoglobinmenge in der gleichen Anzahl rother Blutzellen dagegen grösser (0,0254 mg gegen 0,0179 mg auf die Million), was in der That mit grösserem Volumen der letzteren zusammenhängen könnte; übrigens wechselt der Farbstoffgehalt bedeutend (Tietze⁷⁸⁾), insbesondere je nach demjenigen bei der Mutter; in einem Falle, wo letztere anämisch war und das Kind schwächlich, fand Naunyn (siehe bei Reinert⁵⁵⁾) 14,1% Hämoglobin gegen 17,6% bei gesunder Mutter und ebensolchem Kinde.

Als mittlere Hämoglobinzahl für das Blut kurz vor der Geburt wurden nach Fleischl's Methode 76,8% Hämoglobin gefunden, d. h. diejenige des Erwachsenen gleich 100 gesetzt.

Was endlich die farblosen Körperchen betrifft, so giebt Robin (siehe A. L. Bayer³) ihr Verhältniss zu den rothen beim Fötus zu 1:80 bis 100 an, gegen 1:150 bis 300 bei der Mutter, während Hayem keinen Unterschied findet.

Im Gegensatz zum fötalen Blut ist unmittelbar nach der Geburt die Menge der festen Bestandtheile, resp. Formelemente grösser als beim Erwachsenen, wie bereits Denis¹⁸) durch Zählungen der rothen Körperchen am menschlichen Neugeborenen fand und Panum⁵⁰) in Versuchen am neugeborenen Hunde für den Gesamtgehalt fester Bestandtheile und die Hämoglobinmenge bestätigen konnte, letztere fand er doppelt so gross als bei der Mutter.

Die Zahl der rothen Blutkörperchen bald nach der Geburt ist die höchste, welche der Mensch je in seinem Leben erreicht (Hayem²⁵), höher als die Mittelzahlen für Erwachsene jedenfalls nach allen Autoren (Sørensen⁶⁸), Demme¹²), Tönniessen⁷⁶), Otto⁴⁹), Schiff⁶⁰), Bouchut und Dubrisay⁶), mit Ausnahme von Dupérié¹⁵) und Anna L. Bayer⁸), welche keinen Unterschied gegenüber dem Blute des Erwachsenen fanden. Hier könnte ein auffallender Einfluss mitgewirkt haben, welchen die Zeit der Abnabelung auf den Erythrocytengehalt des Bluts beim Neugeborenen hat, indem dieser, bei früher Abnabelung kleiner, um so höher gefunden wird, je später abgenabelt wurde: Der Unterschied, zumal wenn bei der späten Abnabelung die Nabelschnurgefässe schon nicht mehr pulsirten, kann 4—800 000 im Cubikmillimeter betragen (Hélot²⁷).

Bisher vorliegende Ziffern über die Zahl der rothen Blutzellen beim Neugeborenen habe ich in Tabelle II genauer zusammengestellt; das Material und die Zeit für eigene Untersuchungen auf diesem Gebiet habe ich leider nicht zur Verfügung gehabt.

Auch in den ersten Lebenstagen findet noch ein Ansteigen der Blutkörperchenzahl statt, — etwa bis zum dritten Tage, wo das Gewicht des Kindes am kleinsten ist, dem dann eine Abnahme folgt, in gleichem Maasse wie das Körpergewicht zunimmt (Hayem²⁵), Lépine²⁹); nach diesem letzteren Autor beginnt das Absinken schon nach Ablauf der ersten 24 Stunden). Während unmittelbar nach der Geburt die Ziffer im Mittel zu 6 000 000 im Kubikmillimeter gesetzt werden kann, beträgt sie nach 14 Tagen 5 500 000.

Auch der Hämoglobingehalt ist, wie schon erwähnt, beim Neugeborenen grösser als im späteren Leben, und nimmt gleichfalls in den ersten Wochen stark ab, wie fast sämtliche Forscher übereinstimmend bekunden (Hayem²⁵), Leichtenstern²⁸), Wiske-
mann und Krüger²²), Schiff⁶⁰), abgesehen von älteren, welche nur aus dem Eisengehalt des Blutes ihre Schlüsse gezogen haben, vgl. oben). Nach 10—12 Wochen ist der Farbstoffgehalt bereits den Mittelwerthen beim Erwachsenen entsprechend (Leichtenstern²⁸), Poggiale⁵²), Subbotin⁷²). Der genauere, nicht sehr regelmässige Verlauf der Abnahme der Erythrocyten und des Hämoglobins in den ersten Lebenswochen erhellt vortrefflich aus der Tabelle III, welche der Arbeit von Schiff entlehnt ist.

Spärlicher sind die Angaben über die Zahl der farblosen Blutzellen beim Neugeborenen: Im Allgemeinen wird auch für diese ein höherer (2—3facher) Werth als beim Erwachsenen angegeben (18 000 im Kubikmillimeter im Mittel), welcher ebenfalls in den ersten Lebenswochen absinkt: A. L. Bayer⁸), Demme¹²), Hayem²⁵), nach letzterem Autor nach einer kurzdauernden starken Verminderung und Wiedersteigerung; solche Unregelmässigkeiten dürften indessen dem Einfluss der Nahrungsaufnahme zuzuschreiben sein.

Betrachten wir nunmehr alle weiteren Altersstufen des extra-uterinen Lebens zusammenfassend in Hinsicht auf ihren Einfluss als solchen auf die Blutzusammensetzung, so finden sich Autoren, welche überhaupt keine bestimmten, regelmässig durch das Lebensalter bedingten Unterschiede anerkennen wollen, vielmehr alles Derartige auf individuelle Schwankungen (s. unten) zurückführen (Becquerel und Rodier⁴), — während andere hinwiederum bestimmte, sogar von der Individualität ganz unbeeinflusste Altersunterschiede gefunden zu haben glauben. Einige hierher gehörige Angaben — Bouchut und Dubrisay⁶), Sörensen⁶⁸), Dubner¹⁴) — sind in Tabelle IV zusammengestellt. Meine eigenen Beobachtungen dürften hier nun ergänzend eintreten; leider ist von den 54 untersuchten Individuen (s. Uebersichtstabelle I) die auf jede einzelne Altersstufe kommende Anzahl doch noch gering, auch die Verteilung nicht in wünschenswerther Weise gleichmässig, indem es mir vor allem für das jugendliche und Greisenalter an geeignetem Material gefehlt hat. Immerhin scheint mir aus der Zusammenstellung der Mittelwerthe für die einzelnen Altersdecennien (siehe

Tabelle V, A und B) ein bestimmter Verlauf der Veränderungen in der Zahl der rothen Blutkörperchen mit Sicherheit hervorzugehen, welcher noch übersichtlicher wird bei der Darstellung in Form von Curven. Wie Figur 1 Tafel VIII zeigt, erkennen wir von der mit $5\frac{1}{2}$ —6 Millionen im Kubikmillimeter als höchster anzunehmenden Zahl in den ersten Lebenstagen ein steiles Abfallen bis zu einem Minimum, von welchem sich die Curve beim männlichen Geschlecht bereits im zweiten Jahrzehnt bis zu einem über 5 000 000 gelegenen Werthe erhebt, um im dritten und nach einem (vielleicht durch Zufälligkeiten vorgetäuschten) vorübergehenden Abfall im vierten Jahrzehnt bis in's fünfte hinein weiter zu steigen: von hier ab tritt Abnahme der Erythrocytenzahl ein; die schliessliche nochmalige Zunahme ist vielleicht keine regelmässige Erscheinung, indem es nur ein von mir beobachtetes Individuum im Alter von mehr als 70 Jahren war, dessen Erythrocytenzahl den Mittelwerth für das 7. Decennium übertraf. Beim weiblichen Geschlecht finde ich das Ansteigen nach dem ersten Minimum etwas später, und den Abfall vom zweiten Maximum um ein Jahrzehnt früher, — vielleicht der eintretenden Menopause entsprechend; leider habe ich nicht Gelegenheit gehabt, Frauen von mehr als 50 Jahren zu untersuchen. Durchweg sind die Werthe für die entsprechenden Lebensalter kleiner beim weiblichen Geschlecht als beim männlichen, so dass die Curve für das erstere niedriger verläuft; auf diesen durch das Geschlecht bedingten Unterschied wird unten noch näher einzugehen sein.

Meine Ergebnisse stimmen also im Ganzen mit denjenigen von Sørensen⁶⁸⁾ (vgl. oben resp. Tabelle IV) überein, und wenn ich auch in Anbetracht individueller Unterschiede der Warnung Schiff's*) vor zu grossem Schematisiren folgen zu müssen glaube, so scheint mir doch sicher gestellt, dass je ein Maximum der Erythrocythenzahl in die Zeit unmittelbar nach der Ge-

*) Dieser fand bei zwei Knaben von $2\frac{1}{2}$ resp. $3\frac{1}{2}$ Jahren 5 081 250 resp. 5 915 500 Körperchen im Kubikmillimeter und

bei fünf Mädchen im Alter von	die abnorm hohen Werthe
$2\frac{3}{4}$	6 265 000
$3\frac{3}{4}$	4 680 000
$3\frac{3}{4}$	5 359 000
$5\frac{1}{4}$	5 131 000
$5\frac{1}{2}$	5 128 000

burt, sowie in's dritte bis fünfte Jahrzehnt fällt, und je ein Minimum in's erste Jahrzehnt sowie die späteren Lebensalter.

Was das Hämoglobin betrifft, so hatten bereits früher theils an Thieren, theils am Menschen angestellte Untersuchungen von Denis¹⁸⁾, Andral und Gavaret¹⁾, Delafond, Nasse⁴⁶⁾, Poggiale⁵²⁾, Verdeil, P. Bert, Stöltzing, Panum⁵⁰⁾, Sørensen⁶⁸⁾, Dupérié¹⁵⁾, Vierordt⁸⁴⁾, Korniloff und Anderen sichergestellt, dass in der Jugend das Blut farbstoffärmer ist als später nach beendetem Wachsthum. Leichtenstern⁸⁸⁾, von dessen Angaben über das Maximum des Hämoglobingehalts beim Neugeborenen und Absinken in den ersten Lebenswochen schon oben die Rede war, hat weiterhin an 190 Individuen verschiedener Altersstufen festgestellt, dass der Farbstoffgehalt sein Minimum im Alter von $\frac{1}{2}$ —5 Jahren erreiche, im Alter von 6—15 Jahren schon ein Ansteigen merkbar werde, um nach dem 15. Jahre mehr hervorzutreten und im 21.—45. Lebensjahr ein zweites Maximum zu erreichen; von da ab ist eine entschiedene, wenn auch geringe Abnahme des Hämoglobingehalts merklich. Setzt man den Gehalt beim Neugeborenen (erster bis dritter Tag) = 100, so beträgt er nach Leichtenstern ungefähr:

im Alter von	%
$\frac{1}{2}$ — 5 Jahren	55
5—15 „	58
15—25 „	64
25—45 „	72
45—60 „	63.

Uebersichtlich zeigt dies Verhalten eine von Leichtenstern selbst gegebene Curve, welche ich als Fig. 4, resp. auf grössere Altersintervalle reducirt Fig. 5 reproducire; ihr entspricht in allen wesentlichen Punkten auch die aus meinen, in Tabelle V (A und B) im zweiten Horizontalstab enthaltenen Werthen construirte Curve Fig. 2. Abweichungen sind nur diese, dass nach meinen Ergebnissen das zweite Maximum des Hämoglobingehaltes bei beiden Geschlechtern bereits im dritten Jahrzehnt erreicht wird, und dass die Curve für das weibliche Geschlecht, welche auch hier niedrigeren Werthen entspricht als beim Manne, ein schon frühzeitiges Ab- und Wiederansteigen zeigt — vom vierten zum fünften Jahrzehnt —, welches vielleicht mit dem Eintritt der Menopause zusammenhängt.

Ueber die Zahl der farblosen Blutkörperchen in den verschiedenen Lebensaltern liegen nicht viele Untersuchungen vor: Während Bouchut und Dubrisay⁶⁾, sowie neuerdings v. Limbeck⁴⁾ einen bestimmten Einfluss des Lebensalters leugnen, scheint schon Moleschott⁴⁵⁾ einem solchen begegnet zu sein (leider gibt er ausschliesslich Verhältnisszahlen zwischen rothen und farblosen Zellen); Hayem²⁵⁾ gibt als Mittelwerthe:

für	im Kubikmillimeter
Neugeborene in den ersten 80 Stunden . .	18 000
Neugeborene bis Ende des ersten Monats . .	8 000
Kinder von mehreren Monaten bis 4 Jahren .	6 000
Erwachsene und Greise	5 000

Aus meinen eigenen Befunden (dritter Horizontalstab der Tabelle V, A und B) ergibt sich, besonders anschaulich aus der Curvenconstruction Figur 3 Tafel VIII, ein höchst merkwürdiges und zwar bei beiden Geschlechtern fast genau gleiches Ergebniss, indem nämlich von dem Maximum der Leukocytenzahl beim neugeborenen Kinde ein fortlaufender Abfall bis in's vierte (beim Weibe fünfte) Jahrzehnt stattfindet, auf welchen (wenigstens beim männlichen Geschlecht, vgl. oben) ein ebenso ausgesprochenes continuirliches Wiederansteigen folgt.

Was nun die Ursachen der Veränderungen der Blutzusammensetzung in den verschiedenen Altersstufen betrifft, so hat man versucht, die im intra-uterinen Leben überwiegende Neubildung von Formelementen bei verhältnissmässig geringem Zerfall zur Erklärung der hohen Blutkörperchenzahlen beim Neugeborenen heranzuziehen: Dieser Zustand dauere noch einige Tage nach der Geburt an, um einem gesteigerten Zerfall und damit Abnehmen der Körperchenmenge Platz zu machen. Zur Erklärung des hohen Hämoglobingehalts in den ersten Tagen gab man ausserdem an, dass die rothen Blutkörperchen beim Neugeborenen grösser und hämoglobinreicher seien als beim Erwachsenen: Engelsen, Schiff⁶⁰⁾, Dupérié¹⁵⁾; der letztgenannte Autor gibt an, dass die grössten rothen Blutkörperchen, welche man beim Neugeborenen findet, die Dimensionen der grössten beim Erwachsenen weit übertreffen sollen; dem tritt A. L. Bayer⁸⁾ entschieden entgegen, indem

*) Prager med. Wochenschr. S. 351 u. 365. 1890.

der Befund grosser Körperchen („Makrocyten“) mit der geringeren Resistenz der Zellen (osmotischen Spannung) beim Neugeborenen zusammenhänge, so dass Quellungserscheinungen leichter auftreten; — auch fand Demme¹²⁾ im Neugeborenenblute reichlich aussergewöhnlich kleine rothe Blutzellen („Mikrocyten“), und Hayem²⁵⁾ sah Unterschiede des Durchmessers von 8,3—10,8 μ .

Jedenfalls also dürfte in den Verhältnissen der Neubildung und des Zerfalls nicht die einzige Ursache der in Rede stehenden Erscheinungen zu suchen sein; der oben betonte Einfluss des späten Abnabelns, durch welches vermittelt der Aspiration des respirirenden kindlichen Thorax der Placenta noch etwa 18% Blut entzogen werden (Wiener, Schücking, Hofmeyer, citirt bei Tietze⁷⁴⁾), weist darauf hin, dass es sich beim Neugeborenen um eine vorübergehende Plethora handelt, welcher eine Eindickung des Blutes folgt, indem die Gewebe demselben Wasser entziehen zum Ersatze des durch die Athmung und Perspiration verloren gehenden: um so mehr als dieser Ersatz anfangs durch Wasseraufnahme mit der Nahrung nicht statthaben kann, da solche im Allgemeinen erst vom vierten Tage an in genügender Menge aufgenommen wird. Dies zeigt sich in der anfänglichen Gewichtsabnahme (nach Gregory 203, nach Runge etwa 220 g), mit welcher, wie schon erwähnt, der maximale Erythrocyten- und Hämoglobingehalt zeitlich zusammenfällt.

Seine Erklärung durch Eindickung des Blutes schien auch bereits Panum, sowie Lépine und Schiff wahrscheinlich; die wasserentziehende Kraft der Gewebe muss aber, wie sich später zeigen wird, wahrscheinlich noch in viel weiterem Maassstabe zur Erklärung besonders der plötzlichen Schwankungen in der Blutzusammensetzung (oft $\frac{1}{2}$ Mill. Erythrocyten im Kubikmillimeter innerhalb 24 Stunden, Schiff) herangezogen werden (Einfluss der Mahlzeiten resp. verstärkter Lymphstrom, siehe unten); umgekehrt könnte die Armuth an Formelementen und Hämoglobin in den Zeiten des stärksten Wachstums auf die Beanspruchung des circulirenden Materials von Seiten der proliferirenden Gewebselemente bezogen werden; sobald diese nachlässt — in der Reifeperiode —, tritt Wiederansteigen der Curven auf; bei den Einzelheiten des Verlaufs, insbesondere der späteren Wiederverdünnung der Gewebe spielt vielleicht der rein physikalische Factor der Quellungsfähigkeit der Gewebe eine

Rolle: Diese nimmt im Allgemeinen mit zunehmendem Alter ab*), was im angedeuteten Sinne sprechen würde. Derselbe Factor muss ohne Zweifel auch bei der Beurteilung des Einflusses der Individualität in Betracht gezogen werden, welcher möglicher Weise zu so störenden Schwankungen Anlass geben könnte, dass dem einerseits durch Heranziehung eines möglichst umfangreichen Materials begegnet werden muss, andererseits die Richtung, in welcher die einzelnen individuellen Eigenschaften der Versuchspersonen modificirend einwirken können, als innerhalb des Gebiets der „physiologischen Bedingungen“ liegend, eine eingehende Betrachtung verdienen. Hierher gehören besonders nervöse Einflüsse, speciell die verschieden leicht erfolgende Beeinflussung des Gefässnervensapparats. Bei leicht erregbaren Individuen tritt, lediglich durch psychische Einwirkungen oder rein reflectorisch bedingt, Erröthen oder Erblassen der Haut auf, unter umgekehrter Beeinflussung innerer Organe; an diese localen Veränderungen der Gefässweite mögen sich auch, wenn schon die betreffenden Vorgänge nicht näher untersucht sind, Aenderungen des Stoff- resp. Flüssigkeitsaustausches zwischen Blut und Geweben anschliessen, welche in gleichfalls localen Aenderungen der Blutconcentration resp. -Zusammensetzung ihren Ausdruck finden. So constatirte Andreesen, dass locale Gefässerweiterung in der Haut daselbst die Blutkörperchenzahl herabsetzt, indem er nämlich mit Alkohol, Aether, Chloralhydrat, und Amylnitrit

*) v. Limbeck entnahm Leichen fettfreie Hautstücke, trocknete sie, warf sie in's Wasser und bestimmte die aufgenommene Flüssigkeitsmenge; so fand er:

Geschlecht	Alter	Todesursache	Wassergehalt in %	Gewichtszunahme durch Quellung in %
m.	7 Tage	Anaemia acuta	69,8	213,4
"	15 "	Sepsis	66,0	fehlt
w.	21 Jahre	Eclampsia	65,9	201,5
"	32 "	Sepsis puerp.	60,9	fehlt
m.	34 "	Tuberculosis pulm.	69,7	218,8
"	34 "	Cirrhosis hepatis	64,8	198,8
"	35 "	Suicidium	68,1	197,0
w.	40 "	Tuberculosis pulm.	66,9	194,8
"	47 "	Carcinoma uteri	68,2	193,2
"	61 "	Degeneratio myoc.	69,9	181,3
m.	62 "	Emphysema pulm.	69,7	143,4
"	68 "	Carcinoma oesoph.	65,1	138,1
"	71 "	Emphysema pulm.	59,4	111,4

Versuche am Menschen anstellte und trotz der eingetretenen Hautröthe das Blut körperchenärmer fand. Knöpfelmacher, Winternitz⁸¹⁾ und Grawitz²¹⁾ fanden durch Kälteeinwirkung auf die Haut eine Vermehrung der rothen Blutkörperchen, des Hämoglobins und der farblosen Körperchen, während Wärme die entgegengesetzte Wirkung hatte*), wobei sie zugleich noch ein sehr ungleichmässiges Verhalten der verschiedenen Versuchspersonen bemerkten, in welchem also der Einfluss der Individualität zum Ausdruck kommt.

Knöpfelmacher fand in Thierversuchen, dass bei Gefässnervenreizung eine Steigerung der rothen Blutkörperchenzahl um 25 % erfolgte; dagegen hatte in Versuchen von Cohnstein und Zuntz Durchschneidung des Rückenmarks oberhalb des Ursprungs der Splanchnicusfasern die Folge, dass zugleich mit dem Nachlass der Gefässspannung im Eingeweidegebiet ein Absinken der Erythrocytenzahl in dem daselbst entnommenen Blute zu constatiren war.

Für die Intensität der vasomotorischen Wirkung psychischer Einflüsse müssen somit individuelle Unterschiede maassgebend sein, welche in den Bereich des „Temperaments“, „Charakters“, der „geistigen Fähigkeiten“ fallen; ja selbst die ganze Lebensweise, der Körperbau der Individuen und Anderes muss für die Zusammensetzung des Bluts in Betracht kommen, wenn auch allzu weitgehende Folgerungen (wie bei Tornow⁷⁶⁾ und Grancher²⁰⁾ vermieden werden müssen; übrigens ist es schwer, in darauf bezügliche Angaben der Autoren genügende Ordnung zu bringen**).

In den Bereich der individuellen Schwankungen könnten auch noch die Folgen mancher abnormen Zustände der Gefässweite und Füllung gezählt werden, wie Plethora, Chlorose u. s. w. (Angaben von Bollinger, Leichtenstern und anderen), welche an sich freilich ausserhalb der Grenze der „physiologischen Bedingungen“ liegen.

Betrachten wir nunmehr die Bedeutung des Geschlechtes für die Blutzusammensetzung in den einzelnen Alters-

*) Auf die äusseren Erklärungsversuche von Winternitz und Grawitz glaube ich hier nicht eingehen zu sollen.

**) Rehe und Hasen haben eine grössere Blutconcentration als Schweine und Schafe — Wildheit und Domestication — (Heissler). Bei Circuskünstlerinnen fand L. Jones ein höheres specifisches Gewicht des Blutes als bei anderen Frauen. Angst (bei Studenten im Examen) soll nach Ferrari (ref. Centralbl. f. Physiol. Bd. 11) die Zahl der rothen Blutkörperchen herabsetzen u. s. w.

stufen für sich, so ist der Unterschied beim Erwachsenen als von alters her feststehend anzusehen: schon Galen hielt das Blut der Weiber für dünner als dasjenige der Männer, freilich ohne bestimmte Beobachtungen als thatsächliche Stütze: als solche erfolgten in neuerer Zeit zunächst diejenige eines höheren specifischen Gewichtes für das Blut beim Manne als beim Weibe, was sich auf Grund von Versuchen am Thier wie beim Menschen (Hayem) zurückführen liess auf den geringeren Wasser-, Eisen-, Körperchen- und schliesslich Hämoglobingehalt; als betheiligt an diesen Beobachtungen seien genannt: Davy, Nasse, Becquerel und Rodier, Lecanu, Denis, Födiser, Pelouze, Poggiale, C. Schmidt, Quincke, Wiskemann und Naunyn, F. Simon, Quinquaud, Korniloff, Vierordt, Welcker, Sörensen, Leichtenstern, Hayem, Malassez, Stierlin, Otto und noch andere.

Die in Tabelle IX zusammengestellten Resultate zeigen freilich schon für den Erwachsenen mancherlei Abweichungen in Bezug auf die Differenzen des Erythrocyten- und Hämoglobingehalts bei beiden Geschlechtern: für die Leukocytenzahl ist ein Minus für das weibliche Geschlecht durch Moleschott angegeben, ebenso neuerdings von Otto, von Robin (s. bei Hayem) gerade das Entgegengesetzte, während Hayem selbst einen merklichen Unterschied nicht gefunden hat.

Was die Existenz und Grösse der Unterschiede in der Blutzusammensetzung in jedem Lebensalter, speciell schon in der Kindheit betrifft, so konnten ihn Sörensen⁶⁸⁾, Stierlin⁷⁰⁾ und A. L. Bayer⁸⁾ erst mit Eintritt der Pubertät sicher constatiren, während Tönniessen⁷⁵⁾ schon bei Neugeborenen männlichen Geschlechts mehr rothe Blutkörperchen fand als bei solchen weiblichen Geschlechts; Analoges sah Leichtenstern für das Hämoglobin, indem dessen Gehalt schon bei Knaben grösser war als bei Mädchen; in den Jahren der Geschlechtsreife verstärkte sich dieser Unterschied, um in der Menopause wieder zurückzutreten; er beträgt bis zu 10 Jahren 7%, von 10 bis 50 Jahren 8%, über 50 Jahren 5% zu Ungunsten des weiblichen Geschlechts. Meine eigenen Beobachtungen sprechen, wie die Curven Fig. 1, 2, 3 erkennen lassen, dafür, dass in der Kindheit ein Unterschied zwischen den Geschlechtern weder für Erythrocyten und Hämoglobin noch Leukocyten besonders ausgesprochen ist, sich aber im zweiten Jahrzehnt, wo die Pubertät einsetzt, zu

zeigen beginnt und in Gestalt eines gleichbleibenden Abstandes beider Curven längere Jahre anhält; dass mit der Menopause ein Wiederausgleich beginnt (Leichtenstern), dafür scheint der letzte Theil meiner Curven für das Hämoglobin ebenfalls zu sprechen; leider fehlte es mir eben an Frauen höheren Alters zur Beobachtung. Besonders auffällig ist das Parallelgehen der Curven für beide Geschlechter bei den Leukocyten. Von ursächlicher Bedeutung für den Geschlechtsunterschied ist neben der geringeren Nahrungsaufnahme seitens der Frau (v. Hösslin²⁸) wohl besonders auch die Menstruation, deren blutverarmende Wirkung unten noch genauer erörtert werden wird; ja der grössere Wassergehalt des Blutes beim Weibe — 80,2 % gegen 78,4 % beim Manne nach Stinzing und Gumprecht⁷¹) könnte als zweckmässige, auf's Sparen angelegte Einrichtung des weiblichen Organismus aufgefasst werden, indem mit derselben Blutmenge, die entzogen wird, weniger werthvolles Material verloren ginge.

Zur Untersuchung des Einflusses der Nahrungsaufnahme auf specifisches Gewicht, Erythrocyten-, Leukocytenzahl und Hämoglobingehalt ist eine Reihe von Beobachtungen in kurzen, ein- bis zweistündlichen Zwischenräumen nothwendig; solche sind thatsächlich von Leichtenstern²⁸), Reinert⁵⁵) und Schmaltz⁶¹) angestellt worden, und ich habe deren Ergebnisse der Uebersichtlichkeit wegen in Curvenform — Fig. 8 bis 10 — zusammengestellt. Nachdem ältere Autoren — Vierordt⁸⁴), Buntzen⁷), Wilbouchewitz⁷⁹), Sörensen⁶⁸), Hayem²⁵), Bouchut und Dubrisay⁶), v. Limbeck a. a. O. u. A. — allgemein eine verändernde Wirkung der Mahlzeiten, aber bald in dem einen, bald in dem anderen Sinne gefunden hatten, geht aus der Curve für das Hämoglobin von Leichtenstern, sowie denjenigen für Erythrocyten und Hämoglobin von Reinert hervor, dass ein Maximum der betreffenden Werthe unmittelbar nach den Mahlzeiten (von 12 bis 2 nach um 12 genossener Hauptmahlzeit), ein Minimum in spätere Stunden (4 bis 6 Uhr Nachmittags) fällt. Für die Leukocyten ist eine Zunahme nach den Mahlzeiten zuerst von Donders und Mole-schott im Jahre 1848 constatirt, durch Virchow als physiologisch-digestive Leukocytose („Verdaunungsleukocytose“) bezeichnet und von de Puvy, Hirt (cit. b. Reinert), Marfels, Sörensen,

Dupérié, Cadet und Anderen bestätigt worden, doch fällt ihr Maximum viel später, in die Zeit des Minimums der Erythrocyten und des Hämoglobins. Eine Bestätigung aller dieser Verhältnisse liefern auch die von mir erhaltenen Ergebnisse zweistündlicher Beobachtungen — Tabelle VI — und vergleichender Morgen- und Abenduntersuchungen — Tabelle VII: Die Erythrocytenzahl erreicht bald nach der Mahlzeit ein Maximum oder hält sich noch eine Zeit lang hoch, um dann stark abzunehmen und später wieder anzusteigen, während das Hämoglobin in zweien der Fälle rasch, schon 1 Stunde nach der Mahlzeit, sein Minimum zeigt.

Bei dem Verhalten der Leukocyten interessirt hier speciell ein Unterschied der Lebensalter, indem das Ansteigen ihrer Zahl nach der Mahlzeit — die „Verdaunungsleukocytose“ — sehr viel ausgeprägter ist im Kindesalter als beim Erwachsenen: man vergleiche die Leukocytencurven Fig. 11a und b mit 12a und b. Interessant ist übrigens auch in Fig. 12b das vollkommene Parallelgehen der Tagescurven für die rothen Blutkörperchen, das Hämoglobin und die Leukocyten. Die Concentrationssteigerung des Blutes nach den Mahlzeiten kann wohl mit Leichtenstern als Eindickung aufgefasst werden, indem das Blut das zur Bereitung der Verdauungsscrete nöthige Wasser abzugeben hat, und umgekehrt das weiterhin eintretende Abnehmen der rothen Blutkörperchen und des Farbstoffs als Verdünnung durch Resorption des mit der Nahrung aufgenommenen Wassers, wenn auch in dieser Richtung angestellte Versuche mit Aufnahme grösserer Wassermengen nicht zu eindeutigen Ergebnissen geführt haben (Forbes — cit. bei von Limbeck, Magendie, Nasse und Denis, cit. bei Leichtenstern mit negativem, Lecanu⁸⁷⁾, Schmaltz⁸¹⁾, v. Hösslin⁸⁸⁾, schon früher Panum, Heidenhain, Voit (cit. bei Reinert) mit positivem Resultat in Bezug auf Blutverdünnung). Selbstverständlich werden für den ganzen Verlauf der Erscheinungen die osmotischen Spannungsverhältnisse in den aufgenommenen Flüssigkeiten, der Lymphe, dem Blutplasma und den Erythrocyten jedes seine Rolle spielen (Grawitz und Andere), worauf hier im Einzelnen nicht einzugehen sein dürfte.

Als Ursache der Verdaunungsleukocytose ist vermehrte Bildung und Ausschwemmung von Leucocyten aus den Lymphdrüsen u. s. w. angeführt worden — Pohl⁸⁸⁾, Löwit, Jacob, Rieder —, für

welch' letztere der verstärkte Lymphstrom und chemotactische Wirkungen der Nahrungsstoffe in Betracht kämen. Zuntz, Knöpfelmacher, Winternitz und Grawitz fassen die Erscheinung als eine Zerstreuung in den Darmvenen angehäufter (Pohl) Leukocyten auf. Das zuerst genannte Moment — vermehrte Bildung farbloser Blutzellen — könnte im Alter des Wachsthum's besonders hervortreten, was mit der oben erwähnten, hier besonders interessirenden Intensität der Verdauungsleukocytose im Kindesalter in guter Uebereinstimmung wäre.

Natürlich müssen die dem Körper zugeführten Nahrungsstoffe als Ersatzmittel verbrauchter Substanz die Zusammensetzung des Blutes beeinflussen; über die Bedeutung reichlicher, resp. ungenügender Nahrung, die Bedeutung des Vorwiegens der Fette, des Eiweisses und der Kohlenhydrate für den Gehalt an rothen Blutkörperchen existiren zahlreiche Untersuchungen mit einander zum Theil widersprechenden Ergebnissen (Nasse⁴⁶), Verdeil, Schwann, Voit, Subbotin⁷²), Thierversuche von Buntzen⁷⁾, Versuche am Menschen von Hayem²⁵), Malassez⁴¹), Demme¹²) und Anderen. Angaben über Vermehrung der Erythrocytenzahl durch Fette liefern Cutler und Bradford¹¹), Thompson, Campbell, Gmelin, Popp.

Wie weit sich insbesondere verschiedene Altersstufen in dieser Hinsicht etwa verschieden verhalten, dafür liegen gar keine Anhaltspunkte vor.

Auch über die Wirkung von Eisengaben — in anorganischer, wie auch organischer Verbindung — liegen sehr abweichende Angaben vor (v. Hösslin²⁸), Cutler und Bradford¹¹), Fenoglio). Ich selbst habe bei zwei gesunden Mädchen von 7 resp. 17³/₄ Jahren durch mehrtägige resp. -wöchentliche Darreichung von „Hommels Hämatogen“ keine Aenderung der Erythrocytenzahl und des Häoglobingehalts erzielen können, dagegen bei einem 23jährigen jungen Mann von chlorotischem Aussehen ein Ansteigen des mittleren Häoglobingehalts um 2% in fünf Tagen gesehen.

Beobachtungen über Veränderungen des Blutes — Eindickung — durch Inanition (Thackert, Davy, Magendie, Nasse, Bidder und Schmidt, Panum, Voit, Subbotin, Hayem²⁵), Andreesen²), Brouardel, Luciani und viele Andere) lassen ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Lebensalter nicht erkennen, ebensowenig die Untersuchungen von Hayem,

Malassez, Schmaltz, Tornow und Anderen über den Einfluss der Muskelarbeit, von Jürgensen, Malassez⁴¹⁾, Leichtenstern³⁸⁾, Sassetzki, Tietze⁷⁸⁾ über denjenigen der Abführmittel, Diuretica, der Schroth'schen Kur und des Schwitzens auf die Erythrocytenzahl und den Farbstoffgehalt.

Natürlich werden Factoren, wie Muskelarbeit und Schwitzen, nicht verfehlen, vor allem ihre Wirkung an der von uns besonders betrachteten Curve des täglichen Verlaufes der Aenderungen auszuüben, ebenso wie auf allgemeinere Verhältnisse der Lebensweise — Stadt- und Landluft, Aufenthalt im Freien resp. im Zimmer — ein Antheil kommen wird, welcher z. B. bei den Beobachtungen an Personen, welche im Krankenhaus sich aufhalten, immerhin in Rechnung gezogen werden muss, ebenso der Wechsel der Jahreszeit und manches Andere. Immerhin mögen sie bei meinen Untersuchungen, welche Individuen in tagelang durchaus gleichmässig bleibenden Lebensbedingungen betrafen, störend kaum in's Gewicht gefallen sein:

In der That erhielt ich auch an auf einander folgenden Tagen eher auffällig übereinstimmende Mittelzahlen, z. B.:

bei der 35jährigen *L. S.*

Datum	rothe Blutkörperchen	Hb	farbl. Körperchen
2. Febr. 98	5 052 000	16,64 %	6 890
9. „ 98	5 092 000	16,65 „	6 373
18. „ 98	5 096 000	16,896 „	6 598

bei dem 9jährigen *O. H.*

Datum	rothe Blutkörperchen	Hb	farbl. Körperchen
2. Febr. 98	4 516 000	13,63 %	12 940
10. „ 98	4 428 000	13,56 „	12 605

Die Verminderung der Gesamtmenge der Erythrocyten und des Hämoglobins, welche eine grössere Blutentziehung mit sich bringt, zieht bekanntermaassen eine Verdünnung des Blutes nach sich, indem der Organismus bestrebt ist, die Menge des Blutes durch Flüssigkeit aus den Geweben heraus wieder zu ergänzen, um die normale Gefässfüllung und Kreislaufsmechanik herzustellen (Versuche von Maydl, Siegel⁶⁷⁾, v. Limbeck a. a. O. und Anderen; Bedeutung der Kochsalzwasserinfusionen). Gleichzeitig beobachtet man eine Vermehrung der Leukocyten, welche wohl durch die stärker zuströmende Lymphe aus den Lymphdrüsen mitgeschwemmt werden,

vielleicht auch chemotaktischen Einflüssen von Substanzen in dem verdünnten und vielleicht sonstwie abnormen Blute folgen. Den Verlust an Formelementen und Farbstoff gleicht übrigens der Körper, wenn jener in gewissen Grenzen bleibt, verhältnissmässig rasch aus, worüber eingehendere Untersuchungen vorhanden sind (Buntzen⁷⁾, v. Limbeck, Siegel und Maydl⁶⁷⁾, Laudenbach und Andere).

Einen periodischen Blutverlust, welcher für die Gestaltung der Schwankungen der Blutzusammensetzung mit den Lebensaltern beim weiblichen Geschlecht von Bedeutung sein könnte, stellt nun die Menstruation dar.

In der That geben Hayem, sowie Scherpf und Reinl eine Verminderung der Erythrocytenzahl sowie des Blutfarbstoffs (Hayem) während der Menstruation an, die nach derselben einer Wiedernahme Platz macht. Dass Schmaltz⁶¹⁾ schon während der Menstruation eine Vermehrung des specifischen Gewichts des Blutes fand, hängt vielleicht mit einer schon von Moleschott constatirten, von Hayem²⁵⁾ bestätigten Zunahme der Leukocytenzahl zusammen.

Die Werthe, welche Reinert⁵⁶⁾ an zwei (schwächlichen, aber regelmässig menstruirten) Mädchen von 20 Jahren, sowie ich selbst an zwei gesunden Individuen von 18 resp. 35 Jahren erhielt, habe ich in Tabelle VIII zusammengestellt. Man erkennt, dass der Einfluss der Menstruation jedenfalls kein sonderlich grosser ist. Immerhin mag bei ohnehin schwächlichen Individuen der Blutverlust durch eine zumal reichliche Regel wohl Schwankungen der in Frage kommenden Werthe bewirken. Dass neben der zum Ersatz nöthigen Neubildung rother Blutkörperchen auch ein Zerfall solcher während der Regel besonders lebhaft ist, möchte ich übrigens aus dem Befunde schliessen, dass ich öfter — bei 5 weiblichen Personen — besonders viele „Schatten“ (leere Stromata) bei der Erythrocytenzählung im Gesichtsfelde antraf und sich jedesmal herausstellte, dass die betreffenden gerade menstruirten.

Ueber den Einfluss der Schwangerschaft auf die Blutzusammensetzung gehen die Ansichten von jeher bedeutend auseinander; die alten Aerzte nahmen eine Plethora bei den Schwangeren an; später glaubte man das Blut dünner (hydrämisch) zu finden; dieser Ansicht neigten z. B. Nasse, Popp, Becquerel und Rodier⁴⁾, Andral und Gavarret¹⁾ zu. In neuerer Zeit hat man, mit einigen Ausnahmen (Ingerslev, P. Meyer) eine Zunahme der

rothen Blutkörperchen, sowie (mit Ausnahme von Nasse, Hösslin und P. Meyer) auch des Hämoglobins angegeben, z. B. Fehling, Winkelmann, Reinl, Schröder, Tietze⁷⁶), Wild, Dubner¹⁴) u. A.

Der Unterschied dürfte ausser durch allgemeine Verhältnisse (Ernährung, Schwangere in Entbindungsanstalten, pathologische Zustände wie Chlorose etc.) auch durch die Zeit der Untersuchung mit bedingt sein: die Vermehrung der Formelemente macht sich besonders in den letzten Wochen der Schwangerschaft geltend (Fehling, Wild), wo ohnehin die wichtigsten Organe (Leber, Nieren) zu Hypertrophie neigen; man hat wohl mit Recht den ganzen Vorgang so gedeutet, dass der Fötus zunächst dem mütterlichen Organismus Blutmaterial entziehe, was secundär eine Reizung des hämopoietischen Apparates (wie anderer Organe, resp. des Gesamtstoffwechsels) zur Folge habe.

Durchgängig vermehrt ist auch die Anzahl der farblosen Blutkörperchen in der Schwangerschaft, welche Schwangerschaftsleukocytose Virchow mit der constatirbaren ganz beträchtlichen Grössenvermehrung der Inguinal- und Lumbaldrüsen in Zusammenhang bringt, wo also vermehrte Proliferation stattfindet.

Eigene Untersuchungen an Schwangeren stehen mir leider nicht zu Gebote.

Dagegen habe ich Gelegenheit gehabt, den bis jetzt wenig (Wild u. A.) untersuchten Einfluss der Lactation auf die in Rede stehenden Blutbestandtheile wenigstens an einem Individuum zu untersuchen. Es war dies eine 32jährige, ihr Kind seit 5 Monaten Stillende, deren Tagescurven ich beobachtet und in Fig. 13 mit denjenigen einer 35jährigen gesunden Person ohne sonstige Ausnahmezustände zusammengestellt habe: wie man sieht, ist der Verlauf und die Grösse der Werthe für die Zahl der rothen Blutkörperchen wenig verschieden, während der Hämoglobingehalt und die Leukocytenzahl auch parallel laufen, aber bei der Stillenden bedeutend niedriger sind. Vielleicht wäre an einem Material (Eisen und phosphorhaltige Eiweisskörper!) entziehenden Einfluss der Milchbildung zu denken.

Von den Einflüssen äusserlicher, allgemeiner Lebensbedingungen wären nunmehr noch diejenigen des Klima's und der Höhenlage nachzutragen, womit zugleich die Besprechung der Rassenverschiedenheit (s. oben über Einfluss der Individualität) sich erledigen wird.

An Individuen verschiedener Völkerrassen angestellte Untersuchungen haben folgendes Ergebniss gehabt: Hayem²⁵⁾ hat Blut entnommen von einem Eskimo und zwei Negern, wobei zu bemerken ist, dass diese sich bereits mehrere Jahre in Paris aufgehalten hatten, also dem directen Einfluss der Heimath seit dieser Zeit entzogen waren, nichtsdestoweniger aber eine ihrer Rasse eigene Blutzusammensetzung noch recht wohl erkennen lassen mussten, falls eine solche überhaupt existirt.

Für den Eskimo wurde gefunden an Erythrocyten 4 168 000, Leukocyten 8000 und ausserdem ein im Verhältniss zu jener geringen Zahl der rothen Blutkörperchen sehr hoher Hämoglobingehalt. Die Neger hatten 5 838 000 resp. 5 000 000 Erythrocyten und 3317 resp. 5700 Leukocyten. Bindende Schlüsse aus diesen Zahlen zu ziehen ist nicht möglich.

Glogner¹⁹⁾ hat für Malayen auf Java folgende Durchschnittszahlen: (15 Eingeborene) — Erythrocyten 5 593 333 und Hämoglobin nach Gowers 118%; ein ander Mal erhielt er als Mittel (35 Eingeborene) 5 562 666 Erythrocyten und 91,9% Hämoglobin nach v. Fleischl, — Zahlen, welche die als Durchschnittswerthe für eingewanderte Europäer angegebenen nur um wenig übertreffen, denn es ergaben sich im Mittel (15 Europäer) 5 338 666 Erythrocyten und 109,1 Hämoglobin nach Gowers, ein ander Mal (80 Europäer) 5 226 666 Erythrocyten und 87,4% Hämoglobin nach v. Fleischl.

Eine verminderte resp. vermehrte Zahl von Blutkörperchen könnte nun aber compensirt werden durch einen Unterschied in der Grösse, worüber eine Angabe Graue's vorliegt, der zu Folge die Grösse der körperlichen Elemente des Blutes vom Norden nach dem Aequator zu abzunehmen scheint; denn es soll der Durchmesser der rothen Blutzellen betragen in Norwegen 8,5 μ , in Deutschland 7,2 bis 7,8 μ , in Frankreich 7,5 bis 7,6 μ , in Italien 7 bis 7,5 μ . Vergleicht man hiermit das für die Ziege z. B. gefundene Verhältniss der Zahl und Grösse der rothen Blutkörperchen, deren über 10 000 000 relativ kleiner vorhanden sein sollen — das rothe Blutkörperchen des Menschen hat im grössten Durchmesser $\frac{1}{125}$ mm, dasjenige der Ziege $\frac{1}{250}$ mm (nach Brücke) —, und nimmt man etwas Aehnliches auch für Menschen mit verschieden grossen Erythrocyten an, so müsste man bei dem Eskimo grössere Werthe antreffen, als sie oben für den Norweger angegeben sind, und das Umgekehrte müsste der Fall sein für Bewohner der Aequatorial-

gegenden; ausserdem müsste die Zahl der Erythrocyten in umgekehrtem Verhältniss zur Grösse stehen, so dass wir also im hohen Norden grosse und wenig zahlreiche, in der heissen Zone dagegen kleine Blutkörperchen in grosser Zahl treffen müssten. Ob diese Annahme der Wirklichkeit entspricht, darüber endgültig zu entscheiden, wird der Zukunft überlassen bleiben. Eine andere Frage ist diejenige, ob organische Veränderungen eintreten, wenn man Individuen einer Rasse den Lebensbedingungen unterwirft und den Natureinflüssen aussetzt, unter denen andere Rassen leben, wobei natürlich darauf zu achten wäre, dass die alten und die neuen Verhältnisse sich möglichst gegensätzlich verhalten.

Was diesen Punkt anbetrifft, so liegen einige Untersuchungen vor.

Unter anderen war es die sogenannte Tropenanämie, welche zu der Annahme drängte, dass das heisse Klima schädliche Einflüsse auf den Organismus eines der gemässigten Zone entstammenden Menschen ausüben müsse, und dass es an erster Stelle gerade das Blut sei, welches Schädigungen erleide, indem es an körperlichen und färbenden Bestandtheilen ärmer werde. Diese Verarmung sollte sich analog der pathologischen Anämie bemerkbar machen durch Schwinden der blühenden Gesichtsfarbe und der Schleimhautröthe, was nach einigem Verweilen in den Tropen statthabe. Nun ist aber aus der Hautblässe gar nicht ohne Weiteres gleich der Schluss auf eine Minderwerthigkeit des Blutes berechtigt, da das bleiche Aussehen auch sehr wohl durch Zurückdrängen des Blutes aus den Gefässen der Haut und Stauung in den grösseren und grössten Gefässen der Organe bedingt sein kann, so dass also die normale Blutmenge nur andere Vertheilung erfahren hätte. Dieser auf vasomotorische Einflüsse zurückzuführende Zustand könnte auch sehr wohl unter Umständen, welche im Grenzgebiet von Physiologie und Pathologie liegen, längere Zeit, selbst dauernd bestehen bleiben.

In neuester Zeit ist man nun nicht dabei geblieben, sich über das wirkliche oder nur scheinbare Bestehen einer Anämie in theoretischen Erwägungen zu ergehen, sondern es sind von holländischen Aerzten auf Java Untersuchungen zur Entscheidung der Frage angestellt worden. Hierzu entnahmen sie — Glogner¹⁹⁾, Eijkman, van den Scheen, Grijns²²⁾ — Europäern, welche soeben die Seereise hinter sich hatten, ferner solchen, welche schon längere Zeit in den Tropen gelebt hatten, und schliesslich, des Vergleichs halber, auch Eingeborenen Blut. Es ergab sich, dass aus den Befunden der

Blutkörperchenzahl, der Hämoglobinmenge und des specifischen Gewichts auf eine Anämie nicht geschlossen werden konnte. Wohl fand sich bei mehreren der zwischen 18 und 48 Jahre alten Europäer eine geringe Verminderung in der Zahl der Erythrocyten; dieser jedoch irgend welche Bedeutung beizulegen, erschien nicht rathsam, so dass vorläufig aus den Untersuchungen geschlossen werden kann, dass auf die Zusammensetzung des Blutes bei den Europäern in den Tropen ein nennenswerther Einfluss von dem Klima nicht ausgeübt wird, und dass die blasse Gesichtsfarbe vielleicht von Störungen in der Gefässinnervation herrührt, ohne bis jetzt sicher erklärt zu sein.

Darüber, ob bei Kindern, welche einem solchen Klimawechsel sich unterziehen, oder bei alten Individuen dieselben Befunde sich ergeben, liegt bis jetzt kein Material vor, ebenso wenig über ein etwa abweichendes Verhalten des weiblichen Geschlechts. Interessant wäre es, zu erfahren, ob der kindliche Organismus vom Tropenklima speciell beeinflusst wird, da gerade in diesem Lebensabschnitt das Blut leicht auf äussere Reize reagirt. Merkwürdig wäre jenes negative Ergebniss schon deshalb, weil von mehreren Seiten ein sehr bedeutender Einfluss der Höhe des Aufenthaltsortes auf die Blutbeschaffenheit angegeben wird; auf diesen zum Theil noch sehr streitigen Punkt und seine ziemlich umfangreiche Literatur — *Viault*⁷⁸⁾, *Miescher*⁴⁴⁾, *Grawitz*⁴⁾ *Loewy und Zuntz*, *Schaumann und Rosenqvist*⁵⁸⁾, *Veillon*, *Suter und Karcher*⁴⁸⁾ — näher einzugehen, darf ich wohl füglich unterlassen; nur so viel sei bemerkt, dass für den in Rede stehenden Blutkörperchen vermehrenden Einfluss des Höhenklimas das zweite Jahrzehnt des menschlichen Lebens am empfänglichsten zu sein scheint, wie folgende Tabelle nach in Basel und Langenbruck an 26 Individuen angestellten Versuchen *Karcher's* und *Suter's* zeigt:

(Erythrocyten in Kubikmillimetern.)

	10—20 Jahre			20—30 Jahre			30—40 Jahre		
	Indiv.	Langen-bruck	Basel	Indiv.	Langen-bruck	Basel	Indiv.	Langen-bruck	Basel
Männer {	3	5 184 000	4 827 000	1	5 890 000	5 500 000	9	5 760 000	5 549 000
		Differenz: + 357 000			Differenz: + 390 000			Differenz: + 216 000	
Frauen {	9	4 906 000	4 577 000	8	5 027 000	4 791 000	4	4 687 000	4 438 000
		Differenz: + 329 000			Differenz: + 236 000			Differenz: + 289 000	

Freilich ist das Material zu lückenhaft und insbesondere das Verhalten beider Geschlechter zu verschieden, um in dieser Richtung bindende Schlüsse zu ziehen.

Das Wenige, was ich aus der Betrachtung der Ergebnisse früherer Forscher und der meinigen an allgemeineren Schlüssen vorbringen zu können glaube, fasse ich zusammen wie folgt:

In den verschiedenen menschlichen Lebensaltern ist regelmässig die Menge des Hämoglobins und Zahl der rothen wie auch der farblosen Blutzellen eine verschiedene; die ersteren beiden Werthe, unmittelbar nach der Geburt am grössten und bald danach zu einem Minimum absinkend, nehmen weiterhin mit dem Wachsthum zu, zeigen in der Reifeperiode gewisse periodische Schwankungen, um endlich gegen das Lebensende hin wieder abzunehmen; die Zahl der Leucocyten dagegen nimmt umgekehrt von der Wachsthum zur Reifeperiode hin ab, später wieder zu. Dabei bestehen Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern in dem Sinne, dass während der Pubertät die Zahlen für das weibliche Geschlecht kleiner sind als diejenigen für das männliche, um sich im Klimakterium diesen wieder zu nähern. Während für diesen Geschlechtsunterschied im Sinne des in der Einleitung Bemerkten ohne Zweifel der parallel gehende Unterschied des Stoffumsatzes zur Erklärung herangezogen werden dürfte, glaube ich, dass im übrigen die Altersunterschiede in der Erythrocytenzahl und dem Hämoglobingehalt wesentlich als Concentrationsunterschiede aufzufassen sind, mehr als dass es sich um eine Aenderung der Gesamtmengen handelte. Diese Concentrationsunterschiede sind bedingt durch Verschiedenheiten im Flüssigkeitsaustausch zwischen Blut und Geweben, wie auf S. 312 genauer erörtert worden ist; diese dürften es auch sein, welche die näher ausgeführten Unterschiede im Verhalten der Lebensalter gegenüber physiologischen Einflüssen auf die Blutzusammensetzung in erster Linie zu erklären haben. Die hohe Leucocytenzahl im jugendlichen Alter ist möglicher Weise direct auf eine besonders starke Neubildung dieser Formelemente zurückzuführen.

Tabelle I.
Uebersicht der Versuchspersonen nebst -Ergebnissen.

Nr.	Name	Geschlecht	Alter	rothe Blut- körperchen im cbmm	Hämoglobin in %	farblose Körperchen im cbmm	Bemerkungen
1	W.	m.	63	4 708 000	17,475	10 250	Cataracta senilis
2	N.	"	58	4 528 000	16,32	8 683	Cataracta traumatica
3	H.	w.	49	5 120 000	18	6 134	Ablatio retinal. Iritis
4	A. H.	"	18	4 488 000	16	9 635	Angioma conjunctivae
5	Fr. H.	m.	39	4 816 000	19,24	5 882	Symblepharon
6	Gr.	"	19	5 684 000	22,22	12 111	Cataracta zonularis
7	Sch.	"	28	4 964 000	18,56	8 823	Iritis plastica
8	R.	"	18	4 776 000	17,20	7 143	Trauma, Iritis
9	B.	"	25	5 000 000	19,488	8 152	Trauma
10	D. K.	w.	25	4 500 000	16	9 000	gesund
11	S.	m.	46	5 160 000	fehlt	6 554	Cataracta
12	K.	w.	32	5 000 000	15,216	4 558	gesund
13	N.	m.	28	5 715 000	19,84	6 000	Iritis
14	M.	w.	39	4 300 000	16,499	8 825	gesund
15	K. G.	"	11 ¹ / ₂	4 556 000	16,20	5 677	Trachoma
16	R.	m.	30	5 176 000	20	10 504	Pterygium
17	L.	w.	38	4 944 000	14,475	6 555	gesund
18	G.	m.	23	5 480 000	19,11	7 980	Ptoxis
19	W. W.	"	22	5 296 000	19,65	6 975	gesund
20	G.	"	22	5 296 000	18,24	9 745	gesund
21	R.	"	22	4 816 000	18,24	16 670	gesund
22	M.	w.	23	4 500 000	15	10 395	gesund
23	K.	m.	22	5 288 000	19,02	5 460	gesund
24	S.	w.	12	4 500 000	16,50	fehlt	gesund
25	K.	"	14	4 600 000	16,8	"	gesund
26	S.	"	20	4 620 000	17	"	gesund
27	R.	"	21	4 500 000	16,3	"	gesund
28	M.	"	50	4 560 000	17,8	"	gesund
29	H.	m.	19	5 540 000	18,76	"	gesund
30	S.	"	24	5 450 000	20,6	"	gesund
31	W.	"	33	5 310 000	18	"	gesund
32	N.	"	42	5 750 000	18	"	gesund
33	L.	"	52	5 200 000	19	"	gesund
34	R.	w.	24	4 368 000	16,31	6 298	gesund
35	C.	m.	77 ¹ / ₂	5 474 000	18	10 165	Glaucoma haemorrh.
36	B.	"	66	4 860 000	16,66	7 815	Cataracta
37	L. S.	w.	35	5 052 000	16,64	6 890	Trachoma
38	Rh.	m.	9	4 516 000	13,63	12 940	Trachoma
39	M. S.	w.	16	4 128 000	15,33	7 910	Trachoma
40	A. G.	"	17 ³ / ₄	4 492 000	15,04	10 432	Trachoma
41	Br.	m.	22	5 668 000	20,13	6 400	Conjunctivitis traum.
42	B.	"	52	6 464 000	18,82	8 471	Glaucom
43	A. St.	w.	22	6 136 000	17,91	5 545	Contusio bulbi
44	Z.	"	21 ¹ / ₂	5 508 000	17,72	4 456	Trachoma
45	A. H.	"	7 ³ / ₄	4 533 000	14,7	13 945	Trachoma
46	S.	m.	68	5 440 000	17,15	7 559	Cataracta
47	H.	"	11	4 960 000	15,07	6 890	Trauma
48	Sch.	"	20	4 693 000	18,27	8 061	Trachoma
49	V.	"	23	5 780 000	18,08	6 218	Trachoma
50	K.	w.	11 ³ / ₄	4 250 000	16,16	5 546	Trachoma
51	P. Bl.	"	17	4 748 000	17,69	5 992	Trachoma
52	Th.	"	17	5 164 000	15,384	8 241	Trachoma
53	B.	"	7	4 600 000	14,49	11 850	Trachoma
54	St.	"	49	4 300 000	15,5	5 210	Cataracta

Tabelle II.

Angaben über die Zahl der rothen Blutkörperchen beim Neugeborenen.

Autor	Ziffer	Bemerkungen
Hayem	5 368 000	
Sørensen . .	5 769 500	Knaben
	5 560 000	Mädchen
	6 910 000	10 Stunden
Otto	4 440 000	15 " } alt
	6 496 000	25 " }
	5 080 765	früh } abgenabelt
Hélot	5 983 947	spät }
Tönniessen	6 158 000	Mädchen
	6 486 000	Knaben
Schiff	5 825 415	

Tabelle III.

Verhalten der rothen Blutkörperchen und des Hämoglobins in den beiden ersten Lebenswochen (Schiff).

Alter in Tagen	Rothe Blutkörperchen im cbmm		Hämoglobin (100 = Geh. d. Erwachsenen)	
	Zahl der Fälle	Mittelzahl	Zahl der Fälle	Mittelzahl
1	8	6 031 000	8	104,6
2	10	6 921 000	10	104,2
3	10	5 996 000	10	100,1
4	11	5 992 000	10	96,5
5	11	5 800 000	10	94
6	10	5 828 000	10	94
7	8	5 865 000	10	93,5
8	6	5 795 000	7	97,7
9	6	5 836 000	7	96,3
10	6	5 755 000	6	96,1
11	6	5 685 000	6	89,3
12	6	5 570 000	6	91,3
13	6	5 930 000	6	91,6
14	6	5 540 000	6	90,8

Tabelle IV.

Angaben über Erythrocytenzahl in den verschiedenen Lebensaltern.

Nach:

1. Bouchut und Dubrisay.

Alter	im cbmm
2 ¹ / ₂ —5 Jahre	4 269 911
20—30 "	4 192 687
30—56 "	4 080 113

2. Sørensen.

A) Männliches Geschlecht.

Zahl der Fälle	Alter	Mittelzahl im cbmm
3	5—8 Tage	5 769 500
2	5 Jahre	4 950 000
7	20—25 "	5 606 000
2	50—60 "	5 137 000
1	82 "	4 174 700

B) Weibliches Geschlecht.

6	1—14 Tage	5 560 800
2	2—10 Jahre	5 120 000
9	15—20 "	4 789 000
5	25—30 "	4 890 000
3	40—50 "	4 980 000
3	50—60 "	5 018 000
1	60—70 "	5 000 000

3. Dubner.

Für gesunde Frauen.

Im Alter von	Zahl der Untersuchten	Mittelzahl im cbmm
20—25 Jahren	4	5 079 750
25—30 "	6	5 315 000

Tabelle V.

Versuchsergebnisse und Mittelzahlen, nach Altersdekaden geordnet.

A) Männer:

1	1—10 Jahre	4 (1)	10—20 Jahre	13 (12)	20—30 Jahre	2	30—40 Jahre
rothe Blutkörperchen	4 516 000	—	4 900 000	—	4 968 000	—	4 816 000
	—	—	4 776 000	—	5 000 000	—	5 310 000
	—	—	5 684 000	—	5 715 600	—	—
	—	—	5 540 000	—	5 176 000	—	—
	—	—	—	—	5 480 000	—	—
	—	—	—	—	5 296 000	—	—
	—	—	—	—	5 780 000	—	—
	—	—	—	—	4 693 000	—	—
	—	—	—	—	5 668 000	—	—
	—	—	—	—	5 296 000	—	—
	—	—	—	—	4 816 000	—	—
	—	—	—	—	5 288 000	—	—
	—	—	—	—	5 450 000	—	—
Mittel	4 516 000	—	5 225 000	—	5 278 000	—	5 063 000

Tabelle V (Fortsetzung).

1	1—10 Jahre	4 (1)	10—20 Jahre	18 (12)	20—30 Jahre	2	30—40 Jahre
Hämoglobin	13,63 %	—	22,22 %	—	18,56 %	—	19,24 %
	—	—	17,20 %	—	19,488 %	—	18,60 %
	—	—	15,07 %	—	19,84 %	—	—
	—	—	18,70 %	—	19,11 %	—	—
	—	—	—	—	19,56 %	—	—
	—	—	—	—	18,08 %	—	—
	—	—	—	—	18,27 %	—	—
	—	—	—	—	20,13 %	—	—
	—	—	—	—	18,24 %	—	—
	—	—	—	—	18,24 %	—	—
	—	—	—	—	19,02 %	—	—
	—	—	—	—	20,5 %	—	—
	—	—	—	—	20,0 %	—	—
Mittel	13,63 %	—	18,31 %	—	19,156 %	—	18,62 %
Farblose Körperchen	12 940	—	12 100	—	8 823	—	5882
	—	—	7 143	—	8 152	—	—
	—	—	6 890	—	6 000	—	—
	—	—	—	—	10 504	—	—
	—	—	—	—	7 980	—	—
	—	—	—	—	6 975	—	—
	—	—	—	—	6 218	—	—
	—	—	—	—	8 061	—	—
	—	—	—	—	6 400	—	—
	—	—	—	—	9 745	—	—
	—	—	—	—	10 670	—	—
	—	—	—	—	5 460	—	—
Mittel	12 940	—	8 711	—	7 915	—	5882

2 (1)	40—50 Jahre	3 (2)	50—60 Jahre	3	60—70 Jahre	1	70—80 Jahre
rothe Blut- körp.	5 160 000	—	4 528 000	—	4 708 000	—	5 478 000
	5 760 000	—	6 464 000	—	5 440 000	—	—
	—	—	5 200 000	—	4 860 000	—	—
Mittel	5 455 000	—	5 397 000	—	5 003 000	—	5 478 000
Hämo- globin {	18,60 %	—	16,32 %	—	17,475 %	—	18,0 %
	—	—	18,82 %	—	17,15 %	—	—
	—	—	19,0 %	—	16,66 %	—	—
Mittel	18,60 %	—	18,04 %	—	17,195 %	—	18,0 %
Farb- lose Körp. {	6554	—	8683	—	10 250	—	10 165
	—	—	8470	—	7 559	—	—
	—	—	—	—	7 815	—	—
Mittel	6554	—	8576	—	8 541	—	10 165

Tabelle V (Fortsetzung).

B) Frauen:

2	1—10 Jahre	9 (7)	10—20 Jahre	7 (5)	20—30 Jahre	4	30—40 Jahre
Rothe Blutkörperchen	4 533 000	—	4 488 000	—	4 500 000	—	5 000 000
	4 600 000	—	4 556 000	—	5 508 000	—	4 300 000
	—	—	5 064 000	—	6 136 000	—	4 944 000
	—	—	4 748 000	—	4 368 000	—	5 052 000
	—	—	4 250 000	—	4 500 000	—	—
	—	—	4 892 000	—	4 620 000	—	—
	—	—	4 128 000	—	4 500 000	—	—
	—	—	4 500 000	—	—	—	—
	—	—	4 600 000	—	—	—	—
Mittel	4 566 000	—	4 537 000	—	4 876 000	—	4 824 000
Hämoglobin	14,7 %	—	16 %	—	16 %	—	15,216 %
	14,49 %	—	16,2 %	—	17,72 %	—	16,499 %
	—	—	15,384 %	—	17,91 %	—	14,87 %
	—	—	17,69 %	—	16,31 %	—	16,64 %
	—	—	16,16 %	—	15 %	—	—
	—	—	15,04 %	—	17 %	—	—
	—	—	15,33 %	—	16,3 %	—	—
	—	—	16,5 %	—	—	—	—
	—	—	16,8 %	—	—	—	—
Mittel	14,595 %	—	16,122 %	—	16,81 %	—	15,706 %
Farblose Körperchen	13 945	—	9 635	—	9 000	—	4538
	11 850	—	5 677	—	4 456	—	8825
	—	—	8 241	—	5 549	—	6555
	—	—	5 932	—	6 298	—	6890
	—	—	5 546	—	10 335	—	—
	—	—	10 432	—	—	—	—
	—	—	7 910	—	—	—	—
Mittel	12 697	—	7 624	—	7 127	—	6702

3 (2)	40—50 Jahre	5 (4)	Bis zur Pubertät	6 (5)	Erste Pubertäts- jahre (bis 20 Jahre)	3 (2)	Menopause
Rothe Blut- körperchen	5 120 000	—	4 533 000	—	4 488 000	—	4 300 000
	4 560 000	—	4 600 000	—	5 064 000	—	5 120 000
	4 300 000	—	4 556 000	—	4 748 000	—	4 560 000
	—	—	4 500 000	—	4 492 000	—	—
	—	—	4 250 000	—	4 128 000	—	—
	—	—	—	—	4 600 000	—	—
Mittel	4 660 000	—	4 488 000	—	4 587 000	—	4 660 000

Tabelle V (Fortsetzung).

3 (2)	40—50 Jahre	5 (4)	Bis zur Pubertät	6 (5)	Erste Pubertäts- jahre (bis 20 Jahre)	3 (2)	Menopause
Hämoglobin	18 %	—	14,7 %	—	16 %	—	15,504 %
	17,8 %	—	14,49 %	—	15,384 %	—	18,0 %
	15,504 %	—	16,2 %	—	17,69 %	—	17,8 %
	—	—	16,5 %	—	15,04 %	—	—
	—	—	16,16 %	—	15,33 %	—	—
	—	—	—	—	16,8 %	—	—
Mittel	17,101 %	—	15,61 %	—	16,04 %	—	17,101 %
Farbl. Blut- körperchen	6134	—	13 945	—	4 635	—	5210
	5210	—	11 850	—	8 241	—	6134
	—	—	5 677	—	5 932	—	—
	—	—	5 546	—	10 432	—	—
	—	—	—	—	7 910	—	—
	—	—	—	—	—	—	—
Mittel	5672	—	9 254	—	8 440	—	5672

(Siehe Tabelle VI auf der folgenden Seite.)

Tabelle VII.

Zusammenstellung eigener Morgen- und Abendbefunde.

Name	Geschlecht	Alter	Morgens 8 Uhr			Abends 7 Uhr		
			Rothe Blutk.	Hämo- globin	Farblose Blutk.	Rothe Blutk.	Hämo- globin	Farblose Blutk.
H.	m.	19	5 775 000	20 %	fehlt	5 575 000	18,465 %	fehlt
W.	"	24	6 340 000	21,11 %	"	5 705 000	20,697 %	"
W. L.	"	33	5 560 000	19,2 %	"	5 310 000	18,23 %	"
Rh.	"	9	5 215 000	18,68 %	6462	4 888 000	18,68 %	9664
L.	"	52	5 675 000	20,05 %	fehlt	4 900 000	18,78 %	fehlt
F.	"	50	6 380 000	20,96 %	"	5 720 000	20,7 %	"
N.	"	42	6 130 000	21,96 %	"	5 750 000	17,88 %	"
S.	w.	12	fehlt	17,95 %	"	fehlt	16,03 %	"
R.	"	14	"	17,68 %	"	"	16,00 %	"
S.	"	19	4 825 000	17,13 %	"	4 520 000	16,12 %	"
R.	"	21	4 730 000	17,34 %	"	4 140 000	15,5 %	"
C.	"	50	4 580 000	18,4 %	"	4 230 000	17,75 %	"
P.	"	7	4 836 000	15,958 %	5795	4 860 000	15,216 %	8235
S.	"	35	5 288 000	17,064 %	4706	5 496 000	fehlt	5484
Sch.	"	17	4 920 000	17,34 %	4874	4 628 000	16,32 %	5323

Tabelle VI.

Zusammenstellung eigener zweistündlicher Beobachtungen.

8 Uhr ormittags	10 Uhr Vormittags	12 Uhr Mittags	2 Uhr Nachmittags	4 Uhr Nachmittags	6 Uhr Nachmittags	8 Uhr Abends
1 215 000 13,68 % 6162	4 868 000 14,22 % 9075	4 853 000 14,39 % 8067	4 428 000 13,44 % 8963	4 972 000 12,48 % 9285	4 428 000 13,56 % 12 605	4 888 000 13,68 % 9664
1 836 000 5,953 % 5795	5 320 000 14,774 % 6554	5 264 000 14,617 % 7560	5 004 000 13,243 % 8655	4 732 000 13,68 % 10 420	4 600 000 14,49 % 11 850	4 860 000 15,216 % 8235
1 268 000 7,084 % 4706	4 648 000 17,064 % 6218	5 184 000 16,08 % 5428	5 220 000 16,32 % 7000	4 832 000 16,62 % 7400	5 096 000 16,898 % 6598	5 496 000 fehlt 5484
1 920 000 17,34 % 4874	4 652 000 17,34 % 4537	4 600 000 16,5 % 4065	4 728 000 16,5 % 5214	4 424 000 14 % 3865	4 868 000 16,74 % 5323	4 628 000 16,32 % 5323

Tabelle VIII.

Einfluss der Menstruation
nach Reinert.

Versuchs- person	Vor der Menstruation	Nach der Menstruation
1. {	4 320 000 0,1 137 783 % 5712	4 736 000 rothe Blutkörperchen 0,109 138 % Hämoglobin 7800 farblose Körperchen
2. {	4 188 000 0,0 991 021 % 11 475	4 472 000 rothe Blutkörperchen 0,109 188 % Hämoglobin 11 985 farblose Körperchen

Eigene Beobachtungen.

Versuchs- person	Vor der Menstruation	Während der Menstruation	Nach der Menstruation
1. {	4 724 000 14,72 % 8225	4 400 000 14,496 % 7300	4 492 000 rothe Blutkörperchen 15,04 % Hämoglobin (fehlt) Leukocyten
2. {	5 096 000 16,896 % 5890	5 052 000 16,64 % 6890	5 092 000 rothe Blutkörperchen 16,65 % Hämoglobin 6873 Leukocyten

Tabelle IX.

Zusammenstellung bis jetzt vorliegender Mittelzahlen.

A) Rothe Blutkörperchen.

Autor	Männer	Weiber
M. aus Vierordt { 30 { 16 Zahl. . . {	5 055 000	—
	5 174 000	—
Welcker { a)	4 576 000	—
{ b)	5 000 000	4 500 000
Cramer	—	4 726 400
Malassez	4 310 000	—
Hayem	5 500 000	—
Patrigeon	5—6 000 000	—
Dupérié	5 100 000	—
Renzi	5 000 000	—
Sörensen	5 400 000	4 800 000
Stierlin	5 752 000	4 994 000
Dumas	5 070 000	—
Siegel	5 590 000	5 093 000
Otto	4 998 780	4 584 000
Laache	4 974 000	4 430 000
Lyon	5 511 590	—
Graeber	4 500 000—6 100 000	3 800 000—5 000 000

Literaturverzeichniss.

- 1) Andral und Gavarret, Untersuchungen über die Veränderungen des Faserstoffs, der Blutkugeln etc. Deutsch von A. Walter. Nördlingen 1842.
- 2) Andreesen, A., Ueber die Ursache der Schwankungen im Verhältniss der rothen Blutkörperchen zum Plasma. Diss. Dorpat 1883.
- 3) Bayer, Anna L., Ueber die Zahlenverhältnisse der rothen und weissen Blutzellen im Blute von Neugeborenen und Säuglingen. Diss. Bern 1881.
- 4) Becquerel et Rodier, Recherches sur la composition du sang etc. Paris 1844. Citirt nach Leichtenstern a. a. O.
- 5) Bethe, M., Beiträge zur Kenntniss der Zahl- und Maassverhältnisse der rothen Blutkörperchen. Diss. Strassburg 1891.
- 6) Bouchut et Dubrisay, De la numération des globules du sang à l'état normal et à l'état pathologique chez les adultes et chez les enfants. Gazette médicale de Paris p. 168. 1878.
- 7) Buntzen, Joh., Om Ernæringens og Blodtabets Indflydelse paa Blodet. Experimentel physiologisk Undersøgelse. Diss. Kjøbenhavn 1879. Referat in Virchow-Hirsch's Jahresbericht 1879.
- 8) Cadet, Études physiologiques des éléments figurés du sang. Paris 1881. Citirt nach Hayem a. a. O.
- 9) Camerer, citirt in Gerhardt's Handbuch der Kinderkrankheiten. 1881.
- 10) Cohnstein und Zuntz, Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie Bd. 34 S. 222, Bd. 42 S. 342.
- 11) Cutler und Bradford, Changes of the globules richness of human blood. Journal of Physiol. vol. 1 p. 427. 1878/79.
- 12) Demme, 18. medic. Bericht über die Thätigkeit des Senner'schen Kinderhospitals in Bern 1880. Bern, Bayer 1881.
- 13) Denis, Recherches expérimentelles sur le sang humain considéré à l'état sain. Paris 1881.
- 14) Dubner, Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Blutes in den letzten Monaten der Gravidität und im Wochenbett. Münchener medicinische Wochenschrift. 1890.
- 15) Dupérié, Thèse de Paris. 1878.
- 16) Egger, F., Ueber Veränderungen des Blutes im Hochgebirge. Verhandlungen des XII. Congresses für innere Medicin in Wiesbaden. 1893.
- Derselbe, Untersuchungen über den Einfluss des Höhenklimas auf die Beschaffenheit des Blutes. Archiv für experim. Pathol. und Pharmacol. 1897.
- 17) Fehling, Ueber Blutbeschaffenheit und Fruchtwassermenge der Schwangeren und ihre Beziehungen zu einander. Archiv für Gynäkologie Bd. 28. 1886.
- 18) v. Fleischl, E., Wiener medicinische Jahrbücher S. 167. 1886.
- 19) Glogner, M., Blutuntersuchungen in den Tropen. Virchow's Archiv Bd. 128 S. 160. 1892.
- 20) Grancher, Recherches sur le nombre des globules blancs du sang à l'état physiologique. Gazette médicale de Paris vol. 27 p. 321. 1876.

- 21) Grawitz, E., Ueber den Einfluss ungenügender Nahrung auf die Zusammensetzung des menschlichen Blutes. Berl. klin. Wochenschrift Nr. 48. 1895.
- 22) Grijns, G., Blutuntersuchgn. in den Tropen. Virchow's Arch. Bd. 139 S. 97.
- 23) Halla, Zeitschrift für Heilkunde Bd. 4 S. 193. 1882.
- 24) Hamburger, Zeitschrift für Biologie Bd. 30 S. 143, und Centralblatt für Physiologie Bd. 9 Nr. 6.
- 25) Hayem, Du Sang etc. Paris 1889.
- 26) Heissler, Arbeiten aus dem pathologischen Institut zu München. 1886.
- 27) Hélot, Union médicale de la Seine inférieure, C. r. 1877.
- 28) v. Hösslin, H., Ueber Hämatin- und Eisenausscheidung bei Chlorose. Münchener medic. Wochenschrift S. 248. 1890.
- Derselbe, Ueber den Einfluss ungenügender Ernährung auf die Beschaffenheit des Blutes S. 654. Ebenda 1890.
- 29) Hoppe-Seyler, F., Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. 16 S. 505.
- 30) Hüfner, Journ. f. prakt. Chemie (2) Bd. 16 S. 290.
- 31) Jolles, A., Pflüger's Archiv Bd. 65 S. 579, sowie: „Ferrometer“, Apparat zur quantitativen Bestimmung des Bluteisens für klinische Zwecke, Deutsche med. Wochenschr. 1898 Nr. 7, und weitere Beiträge u. s. w., Ebenda und Wiener Med. Presse Nr. 5. 1898.
- 32) Jaquet, Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte. 1897/98.
- 33) Ingerslev, Centralblatt für Gynäkologie Nr. 26. 1879.
- 34) Karcher, Veillon und Suter, Ueber die Veränderungen des Blutes beim Uebergange von Basel (266 m) nach Chambery (1052 m), Serneux (986 m) und Langenbruck (700 m).
- 35) Lambling, E., Thèse de Nancy. 1882.
- 36) Lapicque, L., Sur le dosage du fer etc. Thèse de Paris. 1889.
- 37) Lecanu, Études chimiques sur le sang humain. Paris 1887; citirt nach Leichtenstern a. a. O.
- 38) Leichtenstern, Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Blutes in gesunden und kranken Zuständen. Leipzig, Vogel. 1878.
- 39) Lépine, M., Sur la numération des globules rouges chez l'enfant nouveau-né. Gazette médicale de Paris p. 105. 1876.
- 40) Lyon und Thoma, Ueber die Methoden der Blutkörperchenzählung; Virchow's Arch. Bd. 84 S. 131. 1881.
- 41) Malassez, P., Influence des congestions etc., C. r. de la soc. de biologie. 1893. 25. Févr. und Gaz. médicale de Paris p. 297. 1893.
- 42) Meissen und Schröder, Zur Frage der Blutveränderungen im Gebirge; Münchner med. Wochenschrift S. 610. 1897.
- 43) v. Middendorff, Bestimmungen des Hämoglobingehaltes im Blut der zu- und abführenden Gefässe der Leber und der Milz. Diss. Dorpat. 1888.
- 44) Miescher, Ueber die Beziehungen zwischen Meereshöhe und Beschaffenheit des Blutes; Correspondenzbl. f. Schweizer Aerzte Nr. 24. 1893. Ders. und Jaquet, Archiv f. exper. Pathologie und Pharmakol.
- 45) Moleschott, Wiener med. Wochenschr. 1834, citirt nach Bayer a. a. O.
- 46) Nasse, H., sen., Das Blut, Artikel in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. 1. Braunschweig. 1847.

- 47) Nasse, H., jun., Das Blut der Schwangeren, Archiv f. Gynäkologie Bd. 10 S. 315.
- 48) Otto, J. G., Untersuchungen über die Blutkörperchenzahl und den Hämoglobingehalt des Körpers. Pflüger's Archiv, Bd. 36 S. 12, 36, 57. 1885.
- 49) Otto, O., Ueber Blutkörperchenzählung in den ersten Lebensjahren. Diss. Halle. 1883.
- 50) Panum, Virchow's Archiv Bd. 29 S. 241.
- 51) Pelouze, Comptes rendus de l'académie des sciences Vol. XI.
- 52) Poggiale, ibid. vol. 25. 1847.
- 53) Pohl, L., Die Vermehrung der farblosen Zellen im Blute nach Nahrungsaufnahme. Arch. f. exp. Pathol. und Pharm. Bd. 25 S. 51. 1888.
- 54) Preyer, W., Physiologie des Embryo. Leipzig. 1885.
- 55) Reinert. Tübinger Preisarb. 1889
- 56) Rollett, A., Physiologisches und Geographisches über das Blut. Verhandl. des naturwiss. Vereins f. Steiermark S. 318. 1894.
- 57) Schaper, H., Blutuntersuchungen. Diss. Göttingen 1891.
- 58) Schaumann und Rosenqvist, Zur Frage der Einwirkung des Höhenklimas auf die Blutbeschaffenheit, Abth. f. innere Med. 1896, u. ref. Schmidt's Jahrb. f. die ges. Med.
- 59) Scherenziss, D., Untersuchungen über das fötale Blut im Momente der Geburt. Diss. Dorpat. 1888.
- 60) Schiff, E., Ueber das quantitative Verhalten der Blutkörperchen und des Hämoglobins bei neugeborenen Kindern und Säuglingen unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Zeitschr. f. Heilkunde Bd. 11 1890.
- 61) Schmaltz, R., Die Untersuchungen des specifischen Gewichts des menschlichen Blutes. Deutsches Arch. f. klin. Med. 1891 S. 47.
- 62) Schmidt, C., Charakteristik der epidemischen Cholera. Leipzig u. Mitau. 1850.
- 63) Schröder, Ueber Veränderungen des Blutes in Görbersdorf bei Gesunden und Phthisikern. Diss. Halle. 1894.
- 64) Schultz, citirt bei Tornow a. a. O. Diss. Leipzig. 1893.
- 65) Schwartz, A., Ueber die Wechselbeziehungen zwischen Hämoglobin und Protoplasma. Diss. Dorpat. 1888.
- 66) Siegel, Beitrag zur Mengenbestimmung der Blutkörperchen. Anzeiger der k. k. Gesellsch. der Aerzte in Wien Nr. 16. 1883.
- 67) Siegel und Maydl, Ueber Zählungen der Blutkörperchen nach Blutungen, Wiener med. Jahrbücher. 1884.
- 68) L. J. Sørensen, Undersøgelser on Anstallet af røde og hvide Blodlegemer under forskjellige physiologiske og pathologiske Tilstande. Diss. Kjobnhavn 1876.
- 69) Spiegelberg und Gscheidlen, Arch. f. Gynäkologie Bd. 4 S. 112.
- 70) Stierlin, H., Blutkörperchenzählung und Hämoglobinbestimmungen bei Kindern. Deutsches Arch. f. klin. Med. Bd. 45 S. 75.
- 71) Stintzing und Gumprecht, Ebenda Bd. 53 S. 265, 266.
- 72) Subbotin, O., Mittheilungen über den Einfluss der Nahrung auf den Hämoglobingehalt des Blutes. Ztschr. f. Biologie (1871) Bd. 7 S. 185.
- 73) Tietze, A., Untersuchungen über das Blut des Fötus. Diss. Breslau. 1887.

- 74) Tietze, F., Ueber den Hämoglobingehalt des Blutes unter verschiedenen Einflüssen. Diss. Erlangen. 1890.
 - 75) Tönniessen, G., Ueber Blutkörperchenzählung beim gesunden und kranken Menschen. Diss. Erlangen. 1890.
 - 76) Tornow, F., Blutveränderungen durch Märsche. Diss. Berlin. 1895.
 - 77) Veillon, E., Diss. Basel 1897 und: Das Fleischl-Miescher'sche Hämometer und die Prüfung seiner Leistungsfähigkeit. Archiv f. exp. Pathol. und Pharmak. Bd. 39.
 - 78) Viault, Comptes rendus de l'acad. des sciences CXI p. 207, 917; CXII p. 295. 1890/91.
 - 79) Wilbouchewitch, De l'influence des préparations mercurielles sur la richesse du sang etc., Archives de physiol. p. 589. 1874.
 - 80) Wild, M., Untersuchungen über den Hämoglobingehalt und die Anzahl der rothen und weissen Blutkörperchen bei Schwangeren und Wöchnerinnen. Archiv f. Gynäkologie S. 363. 1897.
 - 81) Winternitz, Wiener med. Wochenschr. S. 852. 1883.
 - 82) Wiskemann und Krüger, Virchow's Archiv Bd. 106; s. d. Ref. in Virchow-Hirsch's Jahresb. 1876 S. 163.
 - 83) Wolff, Ueber den Einfluss des Gebirgsklimas auf den gesunden und kranken Menschen. Wiesbaden. 1895.
 - 84) Zimmermann und Vierordt. Arch. f. physiol. Heilkunde Bd. 5.
-

Die physiologischen Herzgifte.

II. Theil.

Von

E. von Cyon.

(Mit 80 Textfiguren.)

II. Hypophysenextracte.

In der in diesem Archiv¹⁾ veröffentlichten Mittheilung über die Verrichtungen der Hypophysen habe ich kurz die physiologischen Wirkungen der Hypophysenextracte auseinandergesetzt. Diese Wirkungen bestehen hauptsächlich in einer bedeutenden Zunahme der Stärke der Herzschläge mit Abnahme ihrer Frequenz und in einer Steigerung des Blutdruckes. „Die Erregung der Vagi dauerte oft Stunden lang. Es geschah oft, dass, nachdem ich 2—4 ccm eines 10%igen, bei Siedehitze gewonnenen Extractes eingespritzt hatte, der Puls (bei Kaninchen) auf $\frac{1}{4}$ der früheren Frequenz sank, während dessen Höhe auf das 10—15fache stieg. Die Pulse nahmen den Charakter der von mir so genannten Actionspulse an. Der Blutdruck steigt nur für kurze Zeit, aber zuweilen beträchtlich. Bei schwächer wirkenden Extracten ging oft eine Drucksenkung der Drucksteigerung voraus.“ Ich habe ausserdem hervorgehoben, dass die wirksamsten Extracte aus getrockneten Hypophysen und bei Siedehitze zu erhalten waren, und dass diese Extracte, ebenso wie das Jodothyria dem Atropin gegenüber antagonistisch wirken, indem sie den Eintritt seiner lähmenden Wirkungen auf die Vagusenden zu verhindern, resp., wenn eingetreten, aufzuheben im Stande sind²⁾.

Gleichzeitig mit meiner Untersuchung über die Hypophysenextracte wurde eine solche auch von W. H. Howell veröffentlicht³⁾,

1) Bd. 70 S. 262 ff.

2) Archives de physiologie normale et pathologique. Juillet 1898 p. 681.

3) The Journal of experimental medicine. Vol. III Heft 2. 1898.

welche in den Hauptergebnissen mit der meinigen übereinstimmt (also im Widerspruch mit den Angaben von Oliver-Schäfer und von Szymonowicz), in anderen Punkten dagegen nicht unwesentliche Abweichungen zeigt. Howell erhielt wirksame Extracte nur aus dem Marktheile der Hypophyse von Schafen, das er als „Infundibular body“ bezeichnet, während ich Extracte aus der ganzen Hypophyse, meistens von Rindern benutzte. Als Versuchsthiere benutzte Howell ausschliesslich Hunde, während ich vorzugsweise an Kaninchen, aber auch an Hunden operirte. Ob die erwähnten Abweichungen diesen Unterschieden in den Versuchsbedingungen zuzuschreiben sind, soll unten discutirt werden.

Nur die Wiedergabe des ganzen Verlaufs der maassgebenden Versuche mit Beilegung erläuternder Originalcurven vermag ein genaues Bild der ganz eigenthümlichen und in hohem Grade lehrreichen Wirkungen der Hypophysenextracte zu geben und verständlich zu machen.

Ich beginne mit der Wiedergabe eines Versuchs, welcher für die Wirksamkeit des Hypophysenextractes als typisch gelten kann.

Versuch 1.

Grosses Kaninchen, etwas strumös. Keine Narkose. Sämmtliche Herznerven am Halse präparirt. Tracheotomie zu Beginn des Versuches. Zwei Extracte wurden benutzt: A. während 16 Stunden in physiologischer Kochsalzlösung digerirt bei 38°. B. bei Siedhitze gekocht während 1½ Stunde; beide auf 10%ige Concentration zurückgeführt.

Tabelle I.

Versuch 1	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Vor jeder Einspritzung .	—	130	40	Respirationswellen schwach angedeutet
1te Einspritzung. Lösung A. 3 ccm	—	144	40	Schwache Traube'sche Wellen. Pulse etwas voller
2te Einspritzung. Lösung A. 3 ccm	—	150	24	Grosse Traube'sche Wellen. Stark vergrösserte Pulse
1 Minute später Durchschneidung der Depressores	—	152	24	Verschwinden d. Traube'schen Wellen
3te Einspritzung von 3 ccm Lösung A. 2 Minuten später	—	164—170	24—20—18	Grosse Pulse

Tabelle I (Fortsetzung).

Versuch 1	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Nach 3 Minuten Einspritzung von 3 ccm Lösung B.	—	148	16	Grosse Pulse
40 Secunden darauf . .	—	172—140	11	Excursionsschwankungen der Pulse von 82 mm
Einspritzung von 0,4 mg Atropin	—	166—140	12	Schwankungen von 26 mm
Einspritzung von 0,6 mg Atropin	—	160—140	14	Schwankungen von 20 mm
50 Secunden später . .	—	147	16	Siehe Curve 7
60 Secunden darauf . .	—	146	28	Gewöhnliche Pulse
Reizung des rechten Vagus	100	24	8	Stillstand 2 Secunden
Neue Einspritzung von 0,6 mg Atropin . . .	—	180	30	
Reizung des rechten Vagus	100	80	15	Kein Stillstand
Durchschneidung d. rechten Vagus	—	130	24	Pulse voller.
Durchschneidung des linken Vagus	—	164—174	32	Volle Pulse. Athemwellen sehr deutlich
Reizung des rechten Vagus	200	80	5	
Gleich nach Reizung . .	—	170	16 Doppelpulse	
Successive Einspritzung v. 5 mg Atropin	—	168	16 Doppelpulse	
Reizung des rechten Vagus	200	160—128	12 Einf. Pulse	Excursionshöhen v. 32 mm
5 Minuten nach d. Reizung	—	160	16 Doppelpulse	Die Vagi bleiben bis zu Ende des Versuches erregbar

Noch viel besser als die Zahlen dieser Tabelle wird die Reproduction der Curven die Wirkungen veranschaulichen.



Curve 1. Normale Blutdruckcurve. Versuch 1.

Curve 1 zeigt die normale Blutdruckcurve vor jeglicher Einspritzung; Curve 2 den Effect der ersten Einspritzung von 3 ccm der Flüssigkeit A. Die Pulse werden voller, und Traube'sche Wellen kommen zum Vorschein. In der Curve 3, nach der zweiten Einspritzung derselben Flüssigkeitsmenge treten dieselben Erscheinungen viel schärfer hervor. Darauf werden die beiden Depressores durchschnitten: nach einer dritten Einspritzung von 3 ccm verschwinden die periodischen

Blutdruckschwankungen; die Herzschläge werden noch weiter verstärkt und verlangsamt; sie nehmen den Charakter der Actionspulse an.

Curve 2. a Erste Einspritzung eines bei 38° C. zubereiteten Hypophyseextractes. Versuch 1.

Curve 3. a Zweite Einspritzung desselben Extractes.

Curve 4. a Dritte Einspritzung dieses Extractes.

Besonders interessant sind die Curven 5 und 6. Die Einspritzung von 3 ccm der Flüssigkeit B hat zuerst eine Drucksteigerung und eine Reihe von grossen Actionspulsen erzeugt, welche 60 Secunden später (a der Curve 6) ganz plötzlich um das Dreifache verstärkt und um $\frac{1}{2}$ verlangsamt werden. Diese eigenthümliche Reihe dauerte mehrere Minuten. Die Einspritzung von 0,4 mg Atropin vermochte diese Reihe von Actionspulsen nicht aufzuheben. Erst 50 Secunden nach einer zweiten Einspritzung von 0,6 mg fingen die Actionspulse an, durch kleinere und häufigere Pulse unterbrochen zu werden (Curve 7), welche auch nach etwa 20 Secunden endgültig die Oberhand erhielten (Curve 8).

Die beiden Nervi vagi blieben gegen directe elektrische Reizung erregbar und dies auch noch nach abermaliger Einführung von 0,6 mg Atropin. Dass die durch das Hypophysenextract erzeugte Erregung der Vagi nicht ganz durch das Atropin aufgehoben wurde, folgt nicht nur aus den noch immer verlangsamt und etwas verstärkt gebliebenen Herzschlägen, sondern auch aus der grossen Drucksteigerung und Beschleunigung der letzteren nach Durchtrennung der beiden Vagi. Dieselben befanden sich also in tonischer Erregung, bekanntlich eine beim Kaninchen seltene Erscheinung.

Die elektrische Reizung des Vagus rief eine bedeutende Verlangsamung hervor; die Erregung überdauerte noch lange den Reiz und ausserte sich in dem Auftreten der sehr charakteristischen starken Doppelpulse (Curve 9). Neue successive Einspritzungen von Atropin bis zu 5 mg vermochten weder die Vagi

Curve 5. a Erste Einspritzung eines bei Siedhitze subbereiteten Extractes.

Tabelle II (Fortsetzung).

Versuch 2	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Bemerkungen
Reizung des ununterbundenen peripheren Sympathicus	100	100	28	Nach 4 Secunden Latenz kleine Acceleranspulse
Sofort nach der Reizung	—	130	22	Rückkehr der Actionspulse
Darauf	—	146	15	
Reizung des peripheren Sympathicus	100	104—134—100	24—26	8 Secunden Latenz. Kleine Acceleranspulse
Nach der Reizung . . .	—	160	40	Pulse sehr klein. Von Actionspulsen unterbrochen
Reizung des peripheren Vagus	100	154	38—40	Dieselben beschleunigten Pulse mit einigen Actionspulsen
Nach der Reizung . . .	—	116—150	40—10	Rückkehr der Actionspulse
Reizung des Vagus. . .	300	70	0	
Sofort nach Reizung . .	—	154—150	10	Actionspulse von 44 mm Excursionshöhe
Während einiger Minuten Reizung des peripheren Sympathicus	100	150 140—150	15 22—28	Eine Reihe Actionspulse von 18—30 mm Excursionshöhe. Periodische Schwankungen von 28 Sec. Dauer. Am Ende Puls. bigeminus
Nach der Reizung . . .	—	140	12	Wiederkehr d. Actionspulse
Reizung des Depressor .	—	120	12	Am Ende einige P. bigemini
Während ein paar Minuten 8. Einspritzung von 1 ccm Hypophysenextract . .	—	140	12—30	Reihen von 40—50 Actionspulsen, durch kleine Acceleranspulse von 7—8 Sec. Dauer unterbrochen
Bald darauf	—	140—130	30—12—18	Massage der Bauchhöhle
Nach der Massage . . .	—	120	unzählbar	
Reizung des Vagus. . .	300	66	0	
Darauf	—	140—134	12—26—30	Mehrere Reihen von kleinen u. grossen Pulsen. Grosse Traube'sche Wellen. Athmung erschwert. Tracheotomie
Nach der Tracheotomie .	—	130	26	Pulse von 3—4 mm Höhe. Traube'sche Wellen dauern fort
Durchschneidung d. linken Depressor	—	136	26—28	Verschwinden der Wellen
Reizung des Vagus . .	100	42	0	Stillstand während d. Dauer der Reizung
Darauf	—	126	26	Die Pulse sind zu ihrer ursprüngl. Höhe zurückgekehrt
Am Ende des Versuches.	—	126	25	

Wie aus der Tabelle ersichtlich, treten nach Einspritzung von 2 ccm des Hypophysenextractes zuerst kleine Drucksenkungen auf; der Herzschlag war nur wenig beeinflusst; jeder einzelne stärkere

Puls war von einem kleineren gefolgt; die Curve 10 zeigt diese besondere Art vom Pulsus bigeminus.

Erst einige Minuten nach der Einspritzung traten die Actionspulse auf, zuerst in Form des Pulsus bigeminus, darauf sehr grosse Actionspulse von 12 mm Excursionshöhe und zwar 10 in 10 Secunden. Der Blutdruck stieg etwas in die Höhe. Die Durchschneidung der beiden Vagi beschleunigte ein wenig diese Pulse und verstärkte sie gleichzeitig von 12 auf 14 mm. Die Depressorreizung erzeugte nur eine geringe Drucksenkung, gab aber Veranlassung zur Entstehung grosser Traube'scher Wellen.

Curve 10. Eigenthümliche Pulse bigemini sofort nach Einspritzung bei α eines 5%igen Hypophysenextractes, das bei Siedhitze präparirt war.

Erst die Reizung des peripheren Sympathicus vermochte die Reihe dieser Actionspulse zu unterbrechen. Die Zahl der beschleunigten Pulse war 28 in 10 Secunden während der Reizung und 22 in 10 Secunden sofort nach der Reizung; darauf kehrte die Reihe der Actionspulse zurück.

Wiederholte Reizungen der peripheren Sympathicusenden erzielten denselben Erfolg, bis endlich die Reihe der Actionspulse nicht mehr zurückkehrte. Eine schwache Reizung des Vagus, welche aber die kleinen beschleunigten Pulse nicht zum Verschwinden bringen konnte, rief von Neuem einige Actionspulse hervor. Erst nach einer wiederholten, sehr wirksamen Vagusreizung in Folge der verstärkten elektrischen Reizung kam die Reihe der Actionspulse von Neuem zum Vorschein. Die Herzschläge dieser neuen Reihe hatten im Beginn eine Excursionshöhe von 44 mm. Nachdem diese Reihe mehrere Minuten gedauert hatte, sank die Excursionshöhe von 30 auf 18 mm. Vor dem völligen Verschwinden traten einige Pulse bigemini auf. Nach einer erneuten Reizung des peripheren Sympathicus trat noch eine Reihe von Actionspulsen auf, die spontan durch kleine Acceleranspulse unterbrochen wurden; so folgten auf je 40 oder 50 Actionspulse während mehrerer Secunden kleine beschleunigte Pulse. Die Curve 12 gibt dieses Stadium der Reihe wieder.

Die Zahl der beschleunigten Pulse nahm allmählig im Verhältniss zu den Actionspulsen zu, so dass nach einigen Minuten die Dauer der beschleunigten Pulse grösser wurde als die der Actionspulse. Das Thier zeigte Athembeschwerden, erholte sich aber sofort nach der Tracheotomie.

Durchschneidung des zweiten Depressor machte den Traube'schen Wellen definitiv ein Ende. Die Pulse wurden sehr regelmässig, nur etwas voller als im Beginn des Versuchs, aber auch seltener — 25 statt 36 in 10 Sekunden, der Blutdruck blieb ein wenig erhöht (126 statt 110 mm). Die Vagi waren sehr empfindlich auf elektrische Reize.

In diesem Versuche wurden die Actionspulse durch die einmalige Einspritzung von 2 ccm eines schwachen Hypophysenextractes hervorgeufen; sie hielten längere Zeit an und kehrten während des mehr als eine Stunde dauernden Versuches mehrmals in Form von regelmässigen Reihen zurück.

Mehrmals wurde eine solche Reihe durch eine vorübergehende Reizung des Vagus oder des Halssympathicus hervorgeufen. Im Beginne des Versuches konnte die Reizung des Halssympathicus — der, wie ich schon früher gezeigt hatte, bei strumösen oder thyreoidektomirten Thieren acceleratorische Eigenschaften besitzt — nach längerer Latenz die Reihe durch beschleunigende Pulse unterbrechen. Gegen Ende traten aber solche acceleratorische Unterbrechungen von selbst auf; während mehrerer Mi-

nuten waren die acceleratorischen Reihen sogar viel länger als die Reihen der Actionspulse. Vor dem Erlöschen der letzteren

Curve 11. Hypophysenreihe durch Reizung des Halssympathicus bei a unterbrochen. Ende der Reizung bei b.

pfliegten die Pulsé gewöhnlich den Charakter des Pulsus bigeminus anzunehmen.

Am ehesten könnte man diese sonderbaren Reihen von Actionspulsen mit den Perioden vergleichen, welche Luciani zuerst am Froschherzen beschrieben hat. Ein wichtiger Unterschied zwischen den beiden Reihen besteht aber darin, dass die Hypophysenreihen nicht durch einige Stillstände,

Curve 12. Hypophysenreihe, in welcher Actionspulse durch spontane Acceleranspule unterbrochen wurden.

sondern durch acceleratorische Pulsschläge unterbrochen wurden. Nur als die Athmung erschwert wurde und das arterielle Blut venös zu werden begann, fing die Reihe der Actionspulse allmählig an kürzer zu werden; • einen Augenblick sind die Herzschläge ganz unmerklich geworden. Man musste zur Tracheotomie und zur Massage der Baueingeweide greifen, um den Herzschlag von Neuem sichtbar zu machen.

Auch beim Hunde treten solche Reihen von Actionspulsen nach

der Einspritzung von Hypophysenextracten auf, wie der folgende, auch in anderen Beziehungen interessante Versuch zeigt.

Versuch 2.

Stark sturmhaer mittel-grosser Hund. Die Einspritzung v. 0,08 Morphinum konnte das sehr aufgeregte Thier nicht zur Ruhe bringen, sodass mehrmals zur Aethernarkose gegriffen werden musste. Es wurde dasselbe Hypophysenextract wie in dem vorangegangenen Versuch verwendet.

Im Beginne des Versuches waren in Folge der durch Narkotisirung erzeugten Erregung der Vagi die Excursionen der Herzschläge sehr gross, bis zu 90 mm Höhe. Die Frequenz niedrig, 12 Pulse in 10 Secunden, der Maximalwerth des Blutdruckes 170, der Minimalwerth 70 mm. Reizung d. Vago-sympathicus erzeugte ganz eigenenthümliche Effecte: das eine Mal eine Beschleunigung und Verkleinerung der Herzschläge, das zweite Mal eine colossale Drucksenkung von 208 auf 30 mm. Dabei waren die

Curve 13. Beschleunigung durch die Reizung des Vago-Sympathicus bei einem Hunde bei a. b Ende der Reizung.

Herzschläge sehr klein und ziemlich häufig. Die Curven

Sofort nach der Durchschneidung stieg der Blutdruck auf 248 mm. Da die Schwankungen aber nur 8 statt 90 mm betrugen, so zeigt dies, welchen mächtigen Zuwachs der Mitteldruck erfahren hat: von

10 Secunden. Die tonische Erregung der vagi hat also ganz gewaltige Dimensionen angenommen: der Mitteldruck nahm fast um

ein Dritttheil, die Zahl der Herzschläge fast um das 4fache zu, als diese Erregung in den centralen Enden der Herzvagi aufgehoben wurde!

Eine neue Einspritzung von 10 ccm des Hypophysenextractes

3 Monaten seine volle Wirksamkeit.

Das Hauptinteresse dieses Versuches besteht aber darin, dass in demselben die Reihen der Actionspulse auftraten, trotzdem die Vagi und Depressores durch vorherige Einspritzungen von Atropin unwirksam gemacht wurden.

Versuch 4. Das zum Versuche benutzte Kaninchen war nicht strumös und hatte erregbare Dépressores und Vagi. Der Blutdruck war ziemlich erhöht durch die vorherige Einspritzung eines besonderen Hypophysenextractes, das zwar die Blutdruck steigernde Wirkung besass, aber ohne Einfluss auf die Frequenz und Stärke des Herzschlages war¹⁾. Der im Beginne vorhandene Blutdruck von 122 mm war im Moment, als die Einführung des am 23. Februar hergestellten Extractes vorbereitet wurde, längere Zeit constant auf 182 mm stehen geblieben. Die Zahl der Herzschläge war die im Beginne des Versuches 34 in 10 Secunden, die der Athmungen 10 in 10 Secunden. Die Einspritzung von 3 ccm des 5 %igen Extractes verstärkte die Pulse allmählig und verlangsamte sie auf 24 und auf 18 in 10 Secunden. Die Excursionshöhe der Pulse stieg von 5—6 mm auf 15—16 mm. Traube'sche Wellen traten auf. Die Einspritzung von 0,4 mg Atropin beschleunigte die Pulse und brachte die Traube'schen Wellen zum Verschwinden; Pulse 32 in 10 Secunden Athmungen 8 in 10 Secunden. Der Blutdruck sank allmählig auf 138 mm. Der Depressor wurde ganz unwirksam. Reizung des Vagus erzeugte nur eine minimale Drucksenkung. Eine nochmalige Einspritzung von 0,3 mg Atropin machte die Vagi vollkommen unwirksam. Nun wurden allmählig 10 ccm des Hypophysenextractes eingespritzt: Der Blutdruck stieg bis auf 192 mm, die Pulse wurden bedeutend verstärkt; ihre Zahl blieb anfangs ganz unverändert: 32—30 in 10 Secunden, um dann plötzlich 80 Secunden nach der Einspritzung in eine Reihe grosser Actionspulse überzugehen von 28—34 mm Excursionshöhe, statt der früheren 8 mm, und dies, trotzdem die Vagi und Depressores sich noch 10 bis 20 Secunden vorher als ganz unerregbar erwiesen hatten. Die Curve 16 gibt am besten eine klare Vorstellung von der Plötzlichkeit dieses Ueberganges.

Die Reihe dauerte 75 Secunden und hörte, wie die Curve 19 zeigt, ebenso plötzlich auf.

Der Maximaldruck war während der Reihe 200 mm, nach dem Uebergang sank der Druck auf 192 mm, während die kleinen beschleunigten Pulse 42 in 10 Secunden waren.

Nach 45 Secunden wurden die Pulse von Neuem unregelmässig,

1) Ich komme auf diese Art Extracte auf S. 371 noch zurück.

es traten abwechselnd acceleratorische Pulse mit Vaguspulsen und auch Pulsi bigemini auf, und nach weiteren 40 Secunden begann von Neuem eine Reihe von Actionspulsen. Reizung des Vagus während dieser Reihe blieb, wie Curve 20 zeigt, ohne jeden Erfolg.

Curve 18. Hypophysenreihe beim Kaninchen, Anwendung eines 5%igen Extractes, das bei Siedehitze zubereitet wurde. Versuch 4.

Curve 19. Ende dieser Reihe nach 75 Secunden.

Curve 20. Wirkungslose Vagusreizung bei α während der Hypophysenreihe nach Atropinvergiftung.

Nachdem diese Reihe 80 Secunden gedauert hatte, wurden dem Thiere von Neuem 0,6 mg Atropin eingespritzt: die Reihe wurde

nicht unterbrochen, im Gegenteil: 20 Secunden nach der Einspritzung wurden die Actionspulse etwas stärker, um nach weiteren 16 Secunden plötzlich aufzuhören.

Curve 21. Verstärkung der Herzschläge während einer Hypophysenreihe durch eine neue Atropinzufuhr.

Als die Reihe nach etwa 20 Minuten zum dritten Male in derselben Form erschien, wurde auch der linke Vagus durchschnitten; dies übte auf den Verlauf der Curve keinerlei Einfluss aus. Nach Aufhören der Reihe vermochte die Reizung des Vagus nur Drucksenkungen zu erzeugen. Reizung des Depressor rief eine ziemlich beträchtliche Senkung, von einer bedeutenden Drucksteigerung gefolgt, hervor; darauf kam noch eine 4. Reihe von Actionspulsen von mehr als 1 Minute Dauer. Diese 4. Reihe wurde durch eine längere Reizung des peripheren Sympathicus unterbrochen.

Zur Vervollständigung des Bildes der eigenthümlichen Reiben, welche das Hypophysenextract erzeugt, soll noch ein Versuch (5) angeführt werden mit einem Hypophysenextract, dessen Reiben einen von den früheren Reiben abweichenden Charakter zeigen. Atropinvergiftung lähmte die Vagi, und das Hypophysenextract vermochte die lähmende Wirkung wieder aufzuheben.

Versuch 5.

Grosses Kaninchen. Schilddrüsen normal. Keine Narkose. Verwendung zweier Extracte: A. bei 140° C. im Autoclaven zubereitet; Concentration 5%. B. 10%ige Lösung, bei Siedehitze hergestellt.

Tabelle III.

Versuch 5	Reizstärke	Blutdruck in mm Hg.	Zahl der Herzschläge in 10 Sec.	Athmungen in 10 Sec.	Bemerkungen
Beginn des Versuches . .	—	134	36	10 - 11	
1 ^{te} Einspritzung von 5 ccm d. Hypophysenlösung A	—	100-100-100	36	10	
Nach 30 Sekunden . . .	—	110—92	36	12	Puls unregelmässig; bigemini
Nach weitem 20 Sec. . .	—	102—84	9—24?	12	Respirationswellen verschwunden. Auftreten von Reihen; Actionspulse durch beschleunigte unterbrochen (Curve 22)
Nach weiteren 50 Sec. eine Reihe von Actions- u. Bigeminuspulsen . . .	—	94	14	—	Diese Reihe dauert 104 Sekunden
Darauf	—	102	34—36	10	Rückkehr zur normalen Blutdruckcurve
Nach 65 Sekunden . . .	—	120	36	11	
2 ^{te} Einspritzung von 5 ccm Lösung A	—	88—144	36	12	
Einspritzung von 0,4 mg Atropin	—	92	18	—	15 grosse Actionspulse von kleinen Doppelpulsen gefolgt
Darauf allmälige Einspritzung v. 0,4, 0,6 etc. Atropin; in toto 4 mg Atropin	—	92	18	—	Jeder Actionspuls von unzählbaren kleinen Pulsen unterbrochen
2 Minuten später . . .	—	104	6	—	Vor der Rückkehr zur Norm Pulsus bigeminus
Nach der Reihe . . .	—	110	36	—	
Reizung des Vagus . .	300	108	36	—	
3 ^{te} Einspritzung von 5 ccm Hypophysenlösung A .	—	98	36	—	
Reizung des Vagus . .	100	88—106	16	—	Grosse Vaguspulse
Nach der Reizung . . .	—	108	10*	—	Pulsus bigeminus
Darauf	—	108	36	12	
Reizung des Vagus . .	300	92	20	—	Vaguspulse von 10 mm Höhe
Reizung des Vagus . .	400	94	18	—	
4 ^{te} Einspritzung von 5 ccm Hypophysenlösung A .	—	116	38	—	
Reizung des Vagus . .	400	90	13	—	Sehr grosse Vaguspulse von 90 mm Excursionshöhe
1 ^{te} Einspritzung von 3 ccm 10 % iger Hypophysenlösung B	—	124	36	—	
Reizung des Vagus . .	400	46	2—4	—	Stillstand von 4 Sec.
Während 1 Min. Reizung Einspritzung von 1 mg Atropin	—	156	26	—	Volle Pulse
Reizung des Vagus . .	—	144	36	—	Kleinere Pulse
Reizung des Vagus . .	400	140	30	—	
2 ^{te} Einspritzung von 6 ccm Hypophysenlösung B .	—	166	28	—	Volle Pulse
Reizung des Vagus . .	—	140	14	—	Grosse Vaguspulse von 24 mm Höhe
Nochmalige Reizung des Vagus	400	108	10	—	Vaguspulse von 40 mm Höhe
Nach der Reizung . . .	400	144	26	—	
Durchschneidung d. rechten Vagus	—	146	26	—	
Durchschneidung d. linken Vagus	—	140	28	—	Die Pulse bleiben voll und stark

Wie aus der Tabelle ersichtlich, war die bis zu 140° C. gekochte Flüssigkeit noch im Stande, eigenthümliche Actionspulse zu erzeugen; im Gegensatz zu dem gewöhnlichen bei Siedehitze zu-

bereiteten Extracte
rief es aber keine

Drucksteigerung,
sondern eher eine
Drucksenkung her-
vor. Die Reihen
waren kurz: 1—8
Actionspulse waren
durch eine grössere
Anzahl kleiner, be-
schleunigter Pulse
unterbrochen.

Die allmälige Ein-
spritzung von 0,4,
0,6, 0,2 mg Atropin
vermochte die Reihe
nicht zu unterbre-
chen; bei ferneren
Einspritzungen von
Atropin wurden aber
die Actionspulse klei-
ner, nahmen den Cha-
rakter des Pulsus bi-
geminus an und ver-
schwanden vollstän-
dig, als im Ganzen
4 mg Atropin einge-
führt wurde. Reizung
des Vagus vermochte
die Pulsschläge nicht
zu beeinflussen. Erst
nach einer neuen
Einspritzung des Ex-

tractes konnte die Erregbarkeit der Vagi so weit hergestellt werden,
dass durch elektrische Reizung derselben grosse Verlangsamungen,
aber kein Stillstand erzeugt wurden. Dagegen vermochte nach

Einführung von 3 ccm des 10%igen, bei Siedehitze gekochten Extractes die Vagusreizung auch einen kurzen Stillstand zu erzielen; ein Erfolg, wie er durch Einführung von Jodothyron mir noch nie gelingen wollte.

Der Ursprung der beschriebenen Reihen, sowie deren Analogie mit den Perioden von Herzschlägen, welche Luciani bei Fröschen beschrieben hat, wird später in einer neuen Mittheilung näher erörtert werden. Hier soll nur noch constatirt werden, dass ich dieselben nur bei Anwendung der stark wirkenden Hypophysenextracte beobachtet habe, sowie man dieselben nur bei der Siedehitze oder bei noch höherer Temperatur erhält. Wenngleich die Natur der Veränderungen des Herzschlages und des Blutdruckes im Allgemeinen dieselbe bleibt, so sind doch die bei 38—40° C. digerirten Extracte viel weniger wirksam. Wie ich schon früher hervorgehoben, sind die Glycerinextracte aus frischen Hypophysen die am wenigsten wirksamen. Sie erzeugen gewöhnlich eine kleine, nur vorübergehende Verstärkung der Herzschläge mit einer kaum merklichen Erhöhung des Blutdruckes. Von den wässerigen Extracten, durch Digeriren bei 38—40° C. erhalten, sind die aus vorher getrockneten Hypophysen bedeutend wirksamer als die von frischen Hypophysen. Die beiden beiliegenden Curven 23 und 24, an demselben Thiere erhalten, demonstrieren am besten die Veränderungen der Blutdruckcurven, welche von diesen beiden Extracten erhalten wurden.

Curve 23. Hypophysenreihe bei einem 10%igen Extract aus frischen Hypophysen bei 40° C.

Wie schon aus den Curven 3, 4 des Versuchs 1 ersichtlich, liegt das Charakteristische dieser Veränderungen hauptsächlich darin, dass dieselben wellenartig auftreten, d. h. dass die Einspritzung

dieser Extracte eine Reihe regelmässiger periodischer Druckerhöhungen und Drucksenkungen erzeugt, wobei die maximalen Steigerungen des Herzschlages mit den ersteren zusammenfallen. In einer meiner

letzten Untersuchungen¹⁾ über den Ursprung der Traube'schen Wellen habe ich dargelegt, dass diese wellenartigen Schwankungen von Erregungen der Depressores in ihren peripheren oder centralen Enden herrühren. Es war daher von Interesse, zu prüfen, wie sich die Erregbarkeit dieses Nerven unter dem Einflusse dieser letzteren Extracte verhält. Es stellte sich auch wirklich heraus, dass ausnahmslos in all' den Fällen, wo nach Einführung von Hypophysenextracten Traube'sche Wellen entstehen, die Erregbarkeit der Depressores bedeutend erhöht wurde.

Im Versuche vom 25. Februar, von welchem die beiden eben angeführten Curven herrühren, war die Erregbarkeit der Depressores unter dem Einflusse der successiven Einspritzungen von Hypophysenextracten so hoch gestiegen, dass die gleich starke Reizung derselben, welche im Beginne den Blutdruck von 130 mm auf 100 mm herabsetzte, am Ende Drucksenkungen von mehr als 60 mm erzeugte. Dabei ist noch hervorzuheben, dass in letzterem Fall der Blutdruck bei der Reizung beträchtlich erhöht war, von 130 auf 157.

Bekanntlich wird die Reizung der Depressores bei starken Erregungen

Curve 24. Hypophysencurve: Dieselbe Lösung ausgetrockneter Hypophyse bei 40° C.

1) Beiträge zur Physiologie der Schilddrüse und des Herzens. Abschnitt 10.

des Gefässnervencentrums z. B. bei Asphyxien und mehr noch bei der Einführung von Nebennierenextracten, wie wir später sehen werden, fast ganz unwirksam, sobald die Blutdruckhöhe wesentlich zunimmt. In diesen wie übrigens auch in allen anderen Beziehungen besteht also ein wesentlicher Gegensatz zwischen den Wirkungen der Extracte aus diesen beiden Gefässdrüsen.

Da das Hypophysenextract gewöhnlich auch die Erregbarkeit der Vagi beträchtlich steigert, so ist es begreiflich, dass die Depressorreizungen gleichzeitig mit der beträchtlichen Drucksenkung auch eine enorme Verlangsamung der Pulse erzeugen müssen. Dies ist in der That auch der Fall; die bei der Depressorreizung in solchen Fällen erhaltenen Vaguspulse tragen ganz den Charakter von Actionspulsen.

Schon der blosse Anblick der in dieser Abhandlung mitgetheilten Curven weist nothwendig auf die grossen Analogieen hin, welche zwischen den Wirkungen der Hypophysenextracte und denen des Muscarins namentlich in Bezug auf die gewaltige Vergrösserung und Verlangsamung der Herzschläge, bestehen. Die einzige wirklich auffallende Differenz zwischen den Blutdruckcurven dieser beiden Substanzen rührt von der Verschiedenheit in der Höhe des Blutdruckes her: bei Muscarinvergiftung sinkt dieser Druck; bei der Einführung von Hypophysenextract steigt der Blutdruck mehr oder weniger beträchtlich.

Wie würde sich die Curve der Muscarinvergiftung gestalten, wenn gleichzeitig eine blutdruckerhöhende Substanz in den Blutlauf gelangte? In der nächsten Mittheilung werden derartige Versuche mit gleichzeitiger Einführung des Muscarins und der Nebennierenextracte mitgetheilt und die bedeutenden Modificationen gezeigt, welche dabei in den Wirkungen dieser Substanzen entstehen.

Aber auch die Substanzen, welche weniger erregend auf den Blutdruck wirken als das Nebennierenextract, vermögen die Wirkungen des Muscarins so weit zu modificiren dass sie fast den Charakter der Hypophysenwirkungen annehmen. Ich hatte mehrmals Gelegenheit, bei den oben angeführten Versuchen über den Antagonismus zwischen Muscarin und Jodnatrium, Blutdruckcurven zu erhalten, welche solche evidente Analogieen zeigen. Dies ist z. B. schon der Fall in der Curve 18, welche von dem Versuche vom 15. Februar her stammt¹⁾: diese Curve macht den Eindruck eines Bruchstückes einer der oben angeführten Hypophysenreihen.

¹⁾ Siehe den ersten Theil dieser Untersuchung. Dieses Archiv Bd. 73 S. 42.

Curve 25. a Reizung des Vagus; b Ende der Reizung; c Einspritzung von Muscarin.

Die Analogien in diesem Versuche gingen aber noch weiter: wurde das Muscarin eingespritzt in einem Moment, wo der Blutdruck künstlich erhöht war, so äusserte sich die Wirkung dieses Giftes in dem Entstehen von Reihen, welche eine frappante Aehnlichkeit mit den Hypophysenreihen zeigten. Bei dem grossen theoretischen Interesse solcher Reihen will ich hier mehrere Curven dieses Versuches wiedergeben. Das zum Versuch benutzte Thier war ein grosses ausländisches Kaninchen, das keine Struma hatte. Die erste Einführung von Muscarin geschah gerade in dem Augenblicke, wo der Blutdruck in Folge der Nachwirkung der Vagusreizung sehr hoch gestiegen war. Curve 25 zeigt die erste Gruppe.

Als die Druck erhöhende Nachwirkung geschwunden war, traten die Muscarinpulse auch bei niedrigem Drucke auf. Nun wurde dem Thiere Jodnatrium eingespritzt; die Actionspulse hörten auf; die Vagi werden unerregbar, der Blutdruck stieg in die Höhe: nun wurden von Neuem 0,2 mg Muscarin eingespritzt: die Curve 26 zeigt von Neuem das Auftreten einer Reihe, die mit der Hypophysenreihe identisch ist.

Die eben erwähnte Curve 18 zeigt den Effect der Reizung der Vagi während einer solchen Reihe: die plötzliche Verstärkung und Verlangsamung der

E. Pfliiger, Archiv für Physiologie. Bd. 72.

Curve 26. a Einspritzung von Muscarin, nach Jodnatrium.

Pulse erinnert ganz an ähnliche Erscheinungen während der Hypophysenreihen.

Zur Zeit dieses Versuches kannte ich die Hypophysenreihen noch nicht genauer. Später stellte ich einige Versuche ad hoc an, um die Wirkungen des Muscarins und der Hypophysenextracte bei demselben Thiere vergleichen zu können.

Hier ein ähnlicher Versuch, welcher in mehreren Punkten besonderes Interesse verdient.

Versuch 6.

Altes strumöses Kaninchen. Morphiumnarkose. Tracheotomie. Die Herznerven am Halse präparirt. Zur Verwendung kam ein frisch aus Kalbshypophysen bei 38° C. zubereitetes Präparat, zuerst in 10%iger Lösung, darauf in stärkerer Concentration.

Sämmtliche Herznerven waren ziemlich erregbar; 112 mm Blutdruck; 40 Pulse in 10 Secunden; die für strumöse Thiere charakteristischen, periodischen Wellen sehr deutlich ausgeprägt. Reizung des Vagus mit 100 E. verlangsamte die Pulschläge auf 12 in 10 Secunden; Minimum des Blutdruckes 34 mm. Die Depressorreizung liess den Blutdruck auf 66 mm, die Herzschläge auf 28 in 10 Secunden heruntergehen. Die Einspritzung von 4 ccm des 10%igen Hypophysenextracts erhöhte den Blutdruck auf 124; die Herzschläge blieben unverändert an Zahl und Stärke. Die Einführung eines Kubikcentimeters der stark concentrirten Lösung erhöhte vorübergehend den Druck auf 180 mm.

Curve 27. Drucksteigerung ohne Veränderung des Herzschlages bei Einführung einer concentrirten Lösung aus frischer
nach 6.)

Curve 28. 57 Sekunden langer Stillstand des Herzens nach Einführung von 0,5 mg Muscarin. Bei a Einspritzung von 2 ccm Jod-
natrium in 40%iger Lösung und Wiederbelebung des Herzens. (Versuch 6.)

Stillstände von 2 und 4 Secunden Dauer. Der Blutdruck sank auf 14 mm. Reizung des Depressor mit 100 E. erzeugte eine Senkung des Blutdrucks auf 60 mm, eine Verlangsamung auf 20 in 10 Secunden und grosse Vaguspulse.

Bei einem Blutdruck von 110 mm und 36 Schlägen in 10 Secunden wurde dem Kaninchen 0,5 mg Muscarin eingespritzt: der Blutdruck sank momentan, und nach ein paar Schlägen trat ein Stillstand ein, der 57 Secunden dauerte; der Druck sank bis auf 14 mm.

Thier 176 mm Blutdruck, 25 Pulsschläge in 10 Secunden von 10 mm Excursionshöhe und regelmässig Traube'sche Wellen.

Im Allgemeinen also hat sich das Muscarin ganz analog dem wirksamen Hypophysenextract verhalten, sobald seine drucksenkende Fähigkeit durch die druck erhöhende Wirkung des Jodnatrium aufgehoben wurde.

Dieser Versuch zeigte mir auch zum ersten Male, dass die Erhöhung des Blutdruckes auch ohne jede Veränderung in der Zahl und Stärke der Herzschläge die alleinige Folge der Einführung von Hypophysenextracten sein kann. Das Gegentheil, eine Verstärkung der Herzschläge ohne namhafte Erhöhung des Blutdruckes, tritt schon häufiger auf. Da also jede dieser beiden Wirkungen unabhängig von der anderen auftreten kann, so drängt sich die Frage auf, ob dieses Extract nicht zwei verschiedene Substanzen enthält, von denen die eine auf das Herz, die andere auf die Blutgefässe wirkt. Denn, dass der Wegfall der herzstärkenden Wirkungen bei der Anwendung gewisser Extracte in diesem und in anderen ähnlichen Fällen nicht von einer Unfähigkeit des Herznervensystems abhängig war, geht ja mit Deutlichkeit aus der Thatsache hervor, dass die nachherige Einspritzung von Muscarin sowohl die Herzschläge zu verlangsamen, als auch grosse Actionspulse hervorzurufen im Stande war.

Es musste daher der Versuch gemacht werden, auch den Extracten der Hypophyse selbst, wenn nicht die beiden Substanzen isolirt darzustellen, so doch wenigstens die Bedingungen zu eruiren, unter welchen die eine oder die andere dieser Substanzen allein ihre Wirksamkeit zu äussern vermochte. Die nach dieser Richtung hier angestellten Versuche haben noch keine endgültigen Resultate geliefert. Die erhaltenen Ergebnisse bieten trotzdem ein gewisses Interesse, weil sie als Anhaltspunkte für weitere Untersuchungen in dieser Richtung dienen können.

In Anbetracht der interessanten Beobachtung von Howell, dass er wirksame Extracte nur aus dem „Infundibular body“ der Hypophyse zu erhalten vermochte, während Extracte aus dem drüsigen Theile keine wesentlichen Veränderungen in der Circulation hervorzurufen schienen, wäre es angezeigt gewesen, in erster Linie noch genauer die Extracte aus den beiden Theilen der Hypophyse auf ihre Wirkungen zu prüfen. Gewisse Abweichungen in den Reactionen

des Herzens und der Blutgefäße auf die Einführungen der Hypophysenextracte liessen nämlich erkennen, dass es sich dabei nicht allein um individuelle Verschiedenheiten der Versuchsthierc handelte. Bei ein und demselben Thiere erhält man, wie ja schon aus einigen der mitgetheilten Versuchsreihen ersichtlich, oft ziemlich verschiedene Resultate.

Leider war es in Bern unmöglich, die Untersuchungen nach dieser Richtung hin zu verfolgen. Nur bei Hammeln und Rindern ist es möglich, die beiden Theile der Hypophysen genau von einander zu trennen, um aus ihnen gesonderte Extracte herzustellen. Es ist aber in Bern nicht nur unmöglich, eine genügende Anzahl frischer Hypophysen zu erhalten, sondern die von Berner Thieren stammenden Organe sind meistens pathologisch stark verändert. Wie ich schon in einer früheren Mittheilung angedeutet habe¹⁾, sind Entartungen der Hypophyse bei strumösen Thieren eine constante Erscheinung, und lässt es sich nicht einmal mit Bestimmtheit behaupten, dass diese Entartungen immer secundärer Natur sind. Bei Hunden wenigstens ist es mir häufig vorgekommen, eine vollständige Atrophie der auf der Sella turcica freiliegenden Hypophyse zu constatiren, bei Thieren, deren Schilddrüsen zwar nicht unwesentlich vergrössert, aber bei Weitem noch nicht degenerirt waren. Bei strumösen Kaninchen findet man dagegen die Hypophyse meistens stark hypertrophisch und sehr functionsfähig. Es ist daher für mich in hohem Grade wahrscheinlich, dass die bedeutend grössere Resistenz der thyreoidektomirten Kaninchen im Vergleich mit eben solchen Hunden eben zu der Verschiedenheit des Verhaltens ihrer Hypophysen in Beziehung steht. Ja, es fragt sich, ob nicht auch die individuellen Verschiedenheiten, welche in den Folgen der Thyreoidektomie bei Thieren, die von mehreren Autoren, wie z. B. von Hermann Munk in seiner letzten sorgfältigen Untersuchung²⁾ hervorgehoben werden, nicht auf den jeweiligen Zustand der Hypophyse zurückzuführen sind.

Wie dem auch sei, bei der Schwierigkeit, in Bern eine genügende Anzahl frischer und gesunder Hypophysen zu erhalten, war eine weitere Verfolgung der Howell'schen Beobachtung

1) Die Verrichtung der Hypophyse. Zweite Mittheilung. Dieses Archiv Bd. 72 S. 637.

2) Virchow's Archiv. 1897.

unmöglich. Bei meinen Versuchen musste ich mehrmals sogar zu den im Handel befindlichen, getrockneten Hypophysenpulvern meine Zuflucht nehmen, unter welchen die von Merck in Darmstadt sich meistens sehr gut bewährt haben¹⁾. Um nun zu prüfen, ob die Hypophysenextracte nur eine oder mehrere wirksame Substanzen enthalten, suchte ich die Bedingungen, unter denen dieselben zubereitet werden, möglichst zu variiren. Dr. Rossbach, früherer Assistent Drechsel's am medicinisch-chemischen Institut in Bern war so freundlich, mehrere solcher Extracte für mich zu bereiten und auch die chemischen Analysen sehr sorgfältig auszuführen. Er wird einige chemische Aufgaben, welche sich bei diesen Versuchen uns aufgedrängt haben, noch weiter verfolgen.

Wie mehrere, als Beispiele angeführte Versuche zeigen, ist die Temperatur, bei welcher die Extracte erhalten wurden, von einem gewissen Einfluss auf deren Wirkungsweise. Bei 38—40° C. digerirte Extracte sind weniger wirksam als die bei Siedehitze erhaltenen. Besonders sind es die Erhöhungen des Blutdruckes, welche viel weniger anhaltend sind und sich meistens im Auftreten periodischer Schwankungen, wie wir sie in den Curven 24, 29, 30, 34, 35, 36 u. s. w. finden, geltend machen. Die Verstärkungen und Verlangsamungen der Herzschläge erscheinen dabei auf der Höhe der Wellen. Das bei 140° C. zubereitete Extract wirkte im Beginne wenigstens auf den Blutdruck auch etwas abweichend, indem es statt einer Erhöhung eine kleine Senkung des Blutdruckes erzeugte. Vergleiche von Extracten, bei 96°, 103° und 115° C. zubereitet, welche an demselben Thiere gemacht wurden, ergaben keine wesentlichen Differenzen in der Stärke der Actionspulse und in der Höhe der Blutdrucksteigerung. Nur traten beim Extract von 96° C. die Reihen von Actionspulsen, durch längere Acceleranspulse unterbrochen, viel regelmässiger hervor.

Mehrere Anhaltspunkte lieferten vergleichende Versuche mit Extracten, die bis zur Siedehitze gekocht und darauf mit Alkohol allein oder mit Alkohol und essigsaurem Bleioxyd enteiwisst wurden. Im Allgemeinen äusserten die enteiwisssten Extracte die nämlichen Wirkungen auf den Herzschlag wie die nicht enteiwisssten, vielleicht mit einer mehr ausgesprochenen Tendenz, Pulsus bigeminus zu erzeugen; dagegen bestanden die Veränderungen des Blutdruckes eher in Senkungen. Die aufgelösten Eiweissrückstände übten gar

1) Ich spreche nur von dem Merck'schen Präparate, das als *Hypophysis cerebri sicc. pulv. katalogisirt* ist.

keinen Einfluss auf die Herzschläge, vermochten aber (wie z. B. in Versuch 4) den Blutdruck stark in die Höhe zu treiben. In einigen Fällen, wo die Extracte bedeutende Drucksenkungen veranlassten, konnte denselben durch die Durchschneidung der Depressores Einhalt gethan werden.

Die Versuche werden nach dieser Richtung hin noch weiter fortgesetzt. Bis jetzt machten sie nur das Vorhandensein zweier wirksamer Substanzen in der Hypophyse in hohem Grade wahrscheinlich, von denen die eine die Stärke der Herzschläge zu vergrössern und zu verlangsamen, die andere den Blutdruck durch Beeinflussung des vasomotorischen Systems in die Höhe zu treiben vermag. Die Verstärkung der einzelnen Herzschläge ist natürlich auch ihrerseits im Stande, den Blutdruck zu heben; diese Erhöhung überdauert aber wenig die Periode der Actionspulse, während die Drucksteigerung mehr als Folge der Erregung der Vasomotoren erscheint, und wenn sie auch mit den Perioden der Herzstärkung zusammentrifft, dieselbe doch auch nach dem Verschwinden derselben noch längere Zeit anzuhalten pflegt.

Die herzverstärkende, wirksame Substanz der Hypophyse, welche ich der Bequemlichkeit wegen als Hypophysin bezeichnet habe, ist jedenfalls die wichtigste. Die sonderbaren Veränderungen, welche sie im Herzschlage hervorruft, sind ganz eigenthümlicher Art und kommen keinem der bekannten physiologischen Herzgifte zu. Die grosse functionelle Bedeutung dieser eigenthümlichen Veränderungen wird durch den Umstand dargethan, dass elektrische und mechanische Reizungen der Hypophyse, wie ich in meiner ersten Untersuchung gezeigt habe, ganz analoge Wirkungen auf das Herz auszuüben vermögen, Wirkungen, welche es eben der Hypophyse gestatten, ihre physiologische Bestimmung als Schutzorgan des Gehirns zu erfüllen.

Die Actionspulse, welche das Hypophysin erzeugt, sind so eigenartiger Natur, dass man deren Ursprung leicht erkennt, wenn sie auch unter anderen Verhältnissen auftreten. So z. B. hat mir das Auftreten solcher Pulse im Beginne der Einwirkung von Nebennierenextracten den Verdacht erweckt, dass dieselben durch Erregung der Hypophyse erzeugt werden. In der That genügte es, bei Kaninchen die Hypophyse zu zerstören, um das Auftreten dieser Pulse bei Einspritzung von Nebennierenextracten

zu verhindern, und dies bei erhaltenen Vagi. Bei Hunden, deren Hypophyse durch Erkrankungen functionsunfähig gemacht wurden, fehlten auch nach Nebenniereneinspritzungen die Verlangsamungen und Verstärkungen der Herzschläge, trotzdem die Vagi bei ihnen noch erregbar waren.

Diese Beobachtungen gestatteten mir, diese vorübergehende Verlangsamung der Herzschläge auf ihren richtigen Grund zurückzuführen¹⁾.

Auch reflectorische Erregungen der Hypophyse erzeugen Verstärkungen der Herzschläge mit oder ohne Beschleunigungen, welche ganz den Charakter der Actionspulse der Hypophysenreihen besitzen. Solche Erregungen haben, wie wir später sehen werden, auch eine functionelle Bedeutung.

Als thatsächliche Ergebnisse der Wirkungen des Hypophysins, insofern dieselben sich auf die Erzeugung von Hypophysenreihen beziehen, will ich aus den mitgetheilten Versuchen Folgendes hervorheben:

1. Die Reizungen und Durchschneidungen der Vagi vermögen das Auftreten der Hypophysenreihen nach Einspritzung von Hypophysenextracten weder zu verhindern, noch die schon entstandenen Reihen zu unterbrechen (z. B. Versuch 4).
2. Einspritzungen von Atropin; welche die Vagi vollständig unerregbar machen, heben die Hypophysenreihen nicht immer auf (z. B. Versuch 4).
3. In Fällen, wo die vorherige Einführung von Hypophysenextracten die lähmende Wirkung des Atropins auf den Vagus verhindert, kann der Charakter der Hypophysenreihen unter dem Einfluss des Atropins doch noch modificirt werden, entweder indem die Actionspulse durch Accleranspulse unterbrochen werden, oder indem die Herzschläge zwar etwas verstärkt bleiben, aber doch zu häufig werden, um den Charakter der Actionspulse beibehalten zu können. Mehrmals erhalten die Actionspulse in solchen Fällen den Charakter des Pulsus bigeminus.

1) Ueber die physiologische Bestimmung der wirksamen Nebennierenextracte. Dieses Archiv Bd. 72 S. 370.

4. Die Reizung der beschleunigenden Nerven vermag die Actionspulse der Hypophysenreihen durch beschleunigende Pulse zu ersetzen.
5. Häufig wird eine unterbrochene Hypophysenreihe durch die vorhergehende Reizung eines beliebigen Herznerven von Neuem ausgelöst.

Die Discussion des Ursprungs und der Bedeutung der Actionspulse und der Hypophysenreihen erfolgt nach der nun folgenden Mittheilung meiner Versuche über die Wirkungen von Nebennierenextracten.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Halle a./S.)

Ueber reflectorische negative Schwankung des Nervenstroms und die Reizleitung im Reflexbogen.¹⁾

Von

J. Bernstein.

Schon E. du Bois-Reymond hat sich bemüht, am Nerven eine negative Schwankung nachzuweisen, wenn derselbe von seinem Centralorgan aus in Thätigkeit versetzt wird. Er gibt an, dass man eine, wenn auch schwache negative Schwankung am centralen Stumpfe des N. ischiadicus eines lebenden Frosches wahrnimmt, sobald nach einer Vergiftung mit Strychnin heftige Krämpfe ausbrechen. Da wir die Strychninkrämpfe ihrem Wesen nach für reflectorische Krämpfe zu halten haben, verursacht durch die abnorm gesteigerte Reflexerregbarkeit der Centren, so geht daraus hervor, dass die reflectorische Erregung der motorischen Nerven mit einer negativen Schwankung verknüpft ist.

Eine genauere Untersuchung der durch Reflex hervorgerufenen Schwankungen des Nervenstroms schien mir nach unseren jetzigen erweiterten Kenntnissen vom Bau der Centralorgane des Nervensystems ein erhöhtes Interesse zu beanspruchen. Wir wissen, dass der einfachste Reflexbogen des Rückenmarks aus zwei Neuronen zusammengesetzt ist, einem sensibeln, dessen Nervenzelle in dem Spinalganglion, und einem motorischen, dessen Nervenzelle in den vorderen Partieen der grauen Substanz liegt.

Es ist von Exner²⁾ untersucht worden, wie sich die negative Schwankung der hinteren Wurzeln bei Reizung des peripheren Stammes verhält, um zu ermitteln, ob eine Aenderung des Vor-

1) Kurz mitgetheilt auf der Versammlung der Neurologen und Psychiater in Halle a./S. im October 1897. Archiv f. Psychiatrie Bd. 30 Heft 2.

2) Monatsber. der Berliner Akademie. 29. Nov. 1877.

ganges in dem Spinalganglion erfolgt. Er hat nach der Rheotom-methode weder eine Aenderung der Geschwindigkeit noch der Dauer constatiren können, während man hätte vermuthen sollen, dass die Passage der Erregung durch die Nervenzellen einen modificirenden Einfluss haben würden. Da aber nach Ranvier¹⁾ bei den Säug-thieren und Amphibien die Zellen der Spinalganglien nur einen Nervenfortsatz haben, der sich T-förmig nach der Peripherie und dem Centrum hin theilt, so wäre es möglich, dass die Erregung die Zelle gar nicht passirt, diese vielmehr nur noch ihre trophische Function behalten hat. Man müsste daher diesen Versuch an Fischen (Rochen) wiederholen, deren Spinalnervenzellen mit zwei diametralen Nervenfortsätzen versehen sein sollen²⁾. Ausserdem kommt wohl in Betracht, dass eine grosse Zahl von hinteren Wurzelfasern ihre Nervenzelle in der Peripherie haben könnten.

Wenn hingegen die Reizleitung durch einen Reflexbogen geschieht, so muss nicht nur die motorische Ganglienzelle in Action versetzt werden, sondern es muss auch eine Uebertragung der Erregung von dem Endbäumchen des sensiblen Nerven auf die motorische Ganglienzelle statthaben. Es ist daher zu erwarten, dass diese beiden Vorgänge in der negativen Schwankung des motorischen Nerven in irgend einer Form zum Ausdruck kommen.

Bisher ist, soviel mir bekannt, eine reflectorische negative Schwankung auf künstliche Reizung sensibler Nerven noch nicht beobachtet worden. Die bisher gebräuchlichen Galvanometer besaßen, wie ich glaube, auch nicht die hierzu erforderliche Empfindlichkeit bei gleichzeitig hinreichender Sicherheit des Nullpunktes. Ich erhielt zwar schon vor einigen Jahren an einer Spiegelboussole nach du Bois-Reymond mit aperiodischem, astasirtem Magneten kleine, aber unzweifelhafte Wirkungen, doch war es wünschenswerth, diese Wirkungen mit grösserer Sicherheit festzustellen. Astasirte (Hauy'sche Methode) Magnete und astatische Magnetpaare können zwar sehr empfindlich eingestellt werden, aber es wächst damit auch die Unsicherheit und die beständige Wanderung des Nullpunktes in Folge von Schwankungen des Erdmagnetismus und äusseren magnetischen und elektrischen Störungen. Da die elektrische Strassenbahn in

1) Technisches Lehrbuch der Histologie S. 947 u. ff. Deutsch 1888.

2) R. Wagner, Handwörterbuch Bd. 3 Th. 1 S. 360. — Siehe Ranvier loco cit.

Halle die Benutzung dieser Galvanometer zu feineren Messungen im physiologischen Institut gänzlich unmöglich gemacht hat, so habe ich seitdem ein Galvanometer nach Deprez-d'Arsonval aus der Werkstatt von Siemens & Halske (Berlin) in Gebrauch genommen. Dasselbe ist von äusseren magnetischen und elektrischen Störungen gänzlich frei, besitzt einen sehr stabilen Nullpunkt, hat fast aperiodische Schwingungen und besitzt eine Empfindlichkeit von etwa $0,078 \cdot 10^{-8}$ Amp. für 1 mm Ausschlag bei 1 m Scalenabstand. Dies ergab für etwa 3 m Abstand eine 3fache Empfindlichkeit.

Versuche.

Am leichtesten lassen sich reflectorische negative Schwankungen an einem der Aeste des Plexus sacralis des Frosches beobachten, wenn ein anderer Ast desselben gereizt wird. Das Präparat besteht aus der vom Kopf an den oberen Wirbeln abgetrennten isolirten Wirbelsäule mit erhaltenem Rückenmark und den austretenden drei Aesten des Plex. ischiad. (N. dors. VII, VIII, IX), welche in Folgendem mit Ast I, II, III bezeichnet werden sollen. Dieselben sind von ihrer Vereinigungsstelle zum N. ischiad. bis zur Wirbelsäule isolirt freigelegt und können entweder einzeln mit den erregenden Elektroden oder mit ableitenden Elektroden verbunden werden.

Die Wirbelsäule wird mit Nadeln auf einer Korkplatte befestigt, und beide Aeste des Plexus werden mit Längsschnitt und Querschnitt je an ein Paar unpolarisirbarer Elektroden angelegt. Die Anordnung ist so eingerichtet, dass durch Umlegen zweier Wippen einmal der eine Ast gereizt und der andere zum Galvanometer abgeleitet werden kann und umgekehrt. Zu diesem Zwecke wird die secundäre Spirale des Schlitteninductoriums mit der Achse einer Pohl'schen Wippe ohne Kreuz verbunden, und die beiden Näpfe der einen und der anderen Seite werden mit je einem der beiden Nervenäste verbunden, so dass beim Umlegen mal dem einen, mal dem andern die Ströme zugeleitet werden. Ausserdem sind die Näpfe beider Seiten mit den entsprechenden Näpfen einer zweiten Wippe ohne Kreuz verbunden. Die Achse dieser zweiten Wippe führt zum Galvanometer. Stellt man nun z. B. die erste Wippe so ein, dass Ast II gereizt wird, so legt man die zweite Wippe so um, dass der Nervenstrom des Astes I, der von der ersten Wippe zur zweiten geleitet wird, in das Galvanometer eintritt und ebenso umgekehrt. Die eine Lage wird mit 1, die andere 2 bezeichnet werden.

Zur Reizung wurde nur Helmholtz'sche Einrichtung des Schlittens mit einem Daniell benutzt.

Ich führe folgenden Versuch an:

7. October 1897. Wirbelsäule mit Rückenmark. Linker Plex. ischiad. Der Ast III wird mit dem einen, die Aeste I und II zusammen werden mit dem anderen Elektrodenpaare verbunden. Bei Lage 1 wird in I und II gereizt und III abgeleitet, bei Lage 2 wird III gereizt, und es werden I und II abgeleitet.

Nervenstrom		Negative Schwankung		Rollen- entfernung
Ablenkung	Comp.			
Lage 2.				
572 — > Scala	34	{ 575—591 582	— 16 — 9 } — 12,5	32 mm
Lage 1.				
572—83	46	573—575	— 2	—
Rückenmark zerstört. Lage 2.				
> Scala	21	0	—	—

Abgeleitete Strecke $l_q = 5$ mm. Bis zur Wirbelsäule $l_c = 5$ mm.

Aus diesem Versuch ersieht man, dass die Reflexleitung in der Richtung nach vorn eine stärkere Wirkung hervorbringt als in der Richtung nach hinten. Dies erklärt sich zur Genüge aus der grösseren Zahl von Collateralen, welche die sensible Stammfaser nach vorn hin in die graue Substanz hineinsendet, entsprechend der stärkeren Ausbreitung der Reflexe in der Richtung nach dem verlängerten Mark hin. Nach der Zerstörung des Marks blieb jede Reizung erfolglos. Es konnten die Ablenkungen vorher also nicht durch irgend eine secundäre Einwirkung, sei es eine elektrotonische oder secundäre negative Schwankung innerhalb der Aeste oder der Wurzeln hervorgebracht sein.

Da die Reizleitung im Reflexbogen nur von den sensibeln nach den motorischen Fasern hin geschieht, so war es nothwendig, die Versuche an den vorderen und hinteren Wurzeln der Nerven anzustellen. Es wurden daher an dem genannten Präparate die Wurzeln des Plex. ischiad. einer Seite durch Aufbrechen der Wirbelsäule freigelegt, vor ihrem Austritt aus dem Canal abgeschnitten und unter Schonung des Marks auf zwei neben der Wirbelsäule gelagerte Deckgläschen ausgebreitet. Auf der einen Seite lag eine hintere, auf der anderen eine vordere Wurzel, so dass beiden die Elektroden, welche fein zugespitzt waren, sicher angelegt werden konnten.

Ich führe folgende Versuche an:

9. October 1897. Lage 1: vordere Wurzel abgeleitet, hintere gereizt. Lage 2: hintere Wurzel abgeleitet, vordere gereizt.

Nervenstrom		Negative Schwankung	Rollenentfernung
Lage 1.			
+ 223		— 0,5	32 mm
+ 223		— 1	0
Lage 2.			
+ 341		0	0
+ 404		0	0
+ 409		0	0
Lage 1.			
+ 214		— 0,5	0

11. October 1897. Alles ebenso.

Nervenstrom		Negative Schwankung	Rollenentfernung
Ablenkung	Comp.		
Lage 1.			
+ 347		— 0,75	30 mm
+ 347		— 1	0
Lage 2.			
> Scala	{	65 mm	0
		76 "	0
		85 "	0
Lage 1.			
		32 mm	— 1
		32 "	— 0,5
		32 "	— 1
$lq = 3-5 \text{ mm.} \quad lc = 5 \text{ mm.}$			

16. October 1897. Alles ebenso.

Nervenstrom		Negative Schwankung	Rollenentfernung
Ablenkung	Comp.		
Lage 1.			
+ 258		—	— 2,5
Lage 2.			
+ 428		50 mm	0
Lage 1.			
--		24 mm	— 3
Lage 2.			
—		14 mm	0

Die Versuche zeigen deutlich, dass die Reizung der hinteren Wurzel negative Schwankung in der vorderen Wurzel zur Folge hat, dass aber die Reizung der vorderen Wurzel unter denselben Bedingungen niemals eine negative Schwankung in der hinteren Wurzel verursacht. Die Reizleitung im Reflexbogen gestattet also den Durchgang der Erregung nur in einer Richtung, obgleich wir annehmen dürfen, dass sie in beiderlei Fasern eine doppelsinnige ist. Nun wussten wir zwar, dass die Reizung der centralen vorderen Wurzel keine Empfindungen oder irgend welche reflectorische Wirkungen herbeiführt, dass also eine Fortleitung der Erregung in centripetaler Richtung zu sensibeln und motorischen Centren anderer Nerven nicht stattfindet. Aber es bestand noch die Möglichkeit, dass eine Fortleitung durch den Reflexbogen in umgekehrter Richtung nach der Peripherie hin stattfände, welche sich durch kein physiologisches Zeichen bemerkbar mache. Aus den Versuchen geht indess hervor, dass auch dies nicht der Fall ist. Es muss vielmehr an irgend einer Stelle des Reflexbogens eine ventilartige Einrichtung existiren, welche dem Erregungsprocess den Durchtritt nur in einer Richtung gestattet.

Wären, wie man früher glaubte, die Nervenzellen direct durch Nervenfasern mit einander verbunden, so wäre nicht einzusehen, wesshalb eine mit zwei Fasern versehene Zelle, nicht ebensogut nach der einen wie nach der andern Richtung von einer Faser zur andern leiten sollte. Dies geschieht auch offenbar in der mit zwei Nervenfortsätzen versehenen Spinalnervenzelle. Anders dagegen das Verhalten zweier Neurone zu einander. In diesem Falle kann, wie es scheint, nur eine Uebertragung der Erregung von dem Endbäumchen des einen Neurons auf die benachbarte Zelle des anderen stattfinden, aber niemals umgekehrt. An dieser Stelle ist demnach das Ventil zu suchen, welches den umgekehrten Weg sperrt. Der Sinn dieser Einrichtung in einem aus mindestens zwei Neuronen zusammengesetzten Reflexbogen ist offenbar der, eine Rückleitung vollkommen auszuschliessen.

Die Art der Reizung einer Nervenzelle durch das sie umfassende Endbäumchen ist uns vorläufig unbekannt. Man könnte sie für eine elektrische halten, entsprechend der Hypothese von Kühne, dass die Reizung der Muskelfasern durch die motorischen Nervenendigungen eine elektrische sei, bewirkt durch die negative

Schwankung derselben. Oder man betrachtet alle diese Endapparate, die man als analoge Gebilde ansehen kann, gewissermaassen als kleine elektrische Organe. Lässt man diese Anschauung zu, so würde es begreiflich sein, dass die Nervenzelle, welche einen elektrischen Schlag nicht erzeugen kann, auch nicht im Stande ist, auf das Endbäumchen einzuwirken. Gegen diese Hypothese, welche man eine „Entladungshypothese“ nennen könnte, würde man indessen den Einwand machen können, dass wenn zwei Endbäumchen dieselbe Zelle umgreifen, diese Endbäumchen sich auch gegenseitig reizen müssten. Würde z. B. eine Pyramidenfaser eine Vorderhornzelle elektrisch erregen, so würde der Schlag auch ein sensibles Endbäumchen einer hinteren Wurzelfaser in der Umgebung derselben Zelle reizen müssen. Dies geschieht offenbar nicht. Nimmt man statt dessen einen Uebergang der Erregung durch blossen Contact an, so ist es wohl denkbar, dass die Auslösung der Processe nur nach einer Richtung vom Endbäumchen zur Zelle hin möglich ist und nicht umgekehrt.

Bei der Reizung der centralen motorischen Wurzel könnte schliesslich die Hemmung der Reizleitung noch an einer anderen Stelle erfolgen, nämlich an dem Ursprung der Nervenfasern in der Zelle. Dann würde dieselbe hierbei überhaupt nicht in Action gerathen. Hiergegen spräche freilich das Vorkommen bipolarer Zellen, wie der Spinalnervenzellen bei Fischen, deren Fortsätze cellulipetal und cellulifugal sind. Doch könnten wohl in dieser Richtung Unterschiede existiren.

Weitere Untersuchungen über den zeitlichen Ablauf der reflectorischen negativen Schwankung im Nerven würden über den Modus der Erregung in der Nervenzelle mancherlei Aufschlüsse gewähren. Diese Versuche, mit dem Rheotom angestellt, dürften schon einige Erfolge versprechen. Weniger mühsam und lohnender würde die Verwendung eines möglichst schnell reagirenden Capillarelektrometers sein. Da aber auch dieses keine ganz sichere Gewähr für die Deutung der Curven bietet, so würde es gerathen sein, beide sich in mancher Hinsicht ergänzende Methoden anzuwenden.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Innsbruck.)

Die Folgen einer linearen Längsquetschung des Froschherzens.

Vorläufige Mittheilung.

Von

M. v. Vintschgau.

Volkman¹⁾ trennte am Froschherzen den Ventrikel von den Vorhöfen und spaltete den ersten allmähig mit Scheerenschnitten von der Basis gegen die Spitze und beobachtete, dass die zwei Parteen bei Verlängerung des Schnittes nicht mehr mit gleichem Rhythmus pulsirten.

W. T. Porter²⁾ hat Beobachtungen an Säugethierherzen mitgetheilt. Von narkotisirten Katzen schnitt er das Herz heraus und liess durch die Coronararterie entweder defibrinirtes oder mit Chlornatriumlösung (0,8 %) verdünntes Blut desselben Thieres fliessen, die so behandelten Herzen pulsirten regelmässig. Nun beobachtete Porter, dass sowohl nach blosser Trennung des rechten von dem linken Ventrikel, wie auch nach der nachträglichen Entfernung des Septum Ventriculorum und schliesslich nach Einschneidung beider Ventrikel von der Spitze gegen die Basis und Verlängerung des Schnittes bis fast zu den Vorhöfen alle Theile stets synchronisch weiter pulsirten.

Diese Ergebnisse der Versuche Porter's an herausgeschnittenen, aber von Blut durchströmten Säugethierherzen sind somit ganz verschieden von jenen, die Volkman an ebenfalls herausgeschnittenen, aber ganz oder fast blutleeren Froschherzen erhielt.

1) A. W. Volkman, Nachweisung der Nervencentra, von welchen die Bewegung der Lymph- und Blutgefässherzen ausgeht. J. Müller's Archiv f. Anat. Physiologie etc. Jahrg. 1844.

2) W. T. Porter, On the cause of the heart beat. Journal of experimental medicine vol. 2 no. 4. 1897. (Separatabdruck.)

I. Es lag nun nahe zu ermitteln, wie zwei Abschnitte der Kammer eines nicht herausgeschnittenen Froschherzens sich verhalten, wenn man das in bekannter Weise blossgelegte Herz eines schwach curarisirten Frosches mit einer Klemmpincette mehr oder weniger parallel zu seiner Längsachse quetscht.

Die zwei Ventrikelabschnitte befinden sich nach einer solchen Quetschung, welche in einer grösseren oder kürzeren Ausdehnung auch die Vorhöfe trifft, und welche man kurz Längsquetschung, zum Unterschiede der gegenwärtig gebrauchten queren Quetschung, nennen kann, wohl noch in mechanischer, aber nicht in physiologischer (organischer) Verbindung.

Die curarisirten Thiere können nach dieser, wie auch nach den später anzuführenden Quetschungen des Herzens nicht bloss Stunden, sondern manchmal auch 2—3 Tage am Leben bleiben, wenn man sie in einer feuchten Kammer aufbewahrt.

Nach der Längsquetschung treten mannigfaltige Erscheinungen auf, von welchen gegenwärtig nur folgende angeführt werden sollen.

Die zwei Ventrikelabschnitte beginnen nach einer bald sehr kurzen, bald etwas längeren Zeit, während welcher die verschiedensten Erscheinungen bezüglich der Schlagfolge beider oder auch eines Ventrikelabschnittes vorausgingen, synchronisch zu pulsiren. Der Rhythmus der Herzbewegungen unterscheidet sich nun in gar keiner Beziehung mehr von jenem eines nicht operirten Herzens. Dieser eben kurz angedeutete Fall kommt ziemlich häufig vor.

Führt man aber die Längsquetschung derart aus, dass dieselbe von einem, von der Herzspitze nicht sehr weiten Punkt eines Ventrikelrandes ausgehend beinahe das rechte oder das linke seitliche Ende der Kammerbasis trifft, dann bleibt der rechte im ersten Falle, der linke Ventrikelabschnitt im zweiten Falle in dauernder Ruhe, während der andere Ventrikelabschnitt ganz regelmässig und mit unveränderter Frequenz fortfährt zu schlagen.

Zwischen diesen zwei extremen Fällen kommen aber die mannigfaltigsten Uebergangsformen vor, je nachdem die Vorhöfe durch die Längsquetschung mehr oder weniger getroffen wurden.

Man beobachtet, dass der Beginn der Systole der zwei Ventrikelabschnitte nicht gleichzeitig erfolgt, während die Diastole dagegen gleichzeitig vollendet wird.

Die Zahl der Systolen eines Ventrikelabschnittes ist andere Male mehr oder weniger vermindert, obwohl die Vorhöfe und der andere

Ventrikelabschnitt mit gleicher Frequenz wie vor Ausführung der Längsquetschung zu schlagen fortfahren.

Die Frequenzverminderung des betreffenden Kammerabschnittes ist derart, dass derselbe in einer Minute nur wenige Systolen ausführt, oder sie ist auch so gross, dass zwischen je zwei Systolen ein Zeitintervall von 1—3 Minuten verstreichen kann.

Die Systolen des entsprechenden Kammerabschnittes treten manchmal im Verlaufe der Beobachtung auch gruppenweise auf.

Es sei noch erwähnt, dass die Systolen des betreffenden Ventrikelabschnittes sowohl nach der Längsquetschung, wie auch nach den nun zu erwähnenden queren Quetschungen nicht selten verlängert sind, so dass man den Eindruck gewinnt, als ob man es beinahe mit einem kurz dauernden Tetanus zu thun hätte.

II. Wie oben erwähnt, pulsirt das Herz nach einer Längsquetschung sehr oft in normaler Weise, so als ob gar keine Verletzung stattgefunden hätte. In solchen Fällen lassen sich an einem (gleichgültig welchem) Kammerabschnitte fast alle oben erwähnten Erscheinungen hervorrufen, wenn man im Sulcus atrioventricularis eine quere Quetschung anlegt, die aber bis zur Längsquetschung oder etwas darüber reicht. Eine solche quere Quetschung kann man kurz die halbseitige quere Quetschung im Sulcus nennen. Der Kammerabschnitt aber, an welchen man keine quere Quetschung im Sulcus anlegte, fährt fort regelmässig zu pulsiren.

III. Wenn man zuerst eine Längsquetschung ausführt und darauf eine quere Quetschung an beiden Vorhöfen, entsprechend dem ersten Stannius'schen Versuche, anlegt, so treten sehr verschiedene Erscheinungen auf, welche von der vorher erzielten Wirkung der Längsquetschung abhängig sind.

Hatten nämlich die zwei Kammerabschnitte nach Anlegung der Längsquetschung synchronisch und mit gleicher Frequenz wie vorher pulsirt, so vermindert sich nach der queren Quetschung der Vorhöfe nicht bloss die Zahl der Systolen, sondern es ist auch der Synchronismus mehr oder weniger aufgehoben, und die Systolen treten manchmal gruppenweise auf. — Der Typus der Reihenfolge der Systolen der Herztheile ist bei den einzelnen Versuchen, wie auch im Verlaufe eines Versuches nicht gleich. Eine Regelmässigkeit konnte nicht ermittelt werden. — Manchmal führt der unter der queren Quetschung sich befindende Theil der Vorhöfe einige Systolen aus, während die Kammerabschnitte sich in Diastole befinden. —

Der eine Ventrikelabschnitt schlägt in einigen Fällen zwei Mal, während die Vorhöfe und der andere Kammerabschnitt nur eine Systole ausführt.

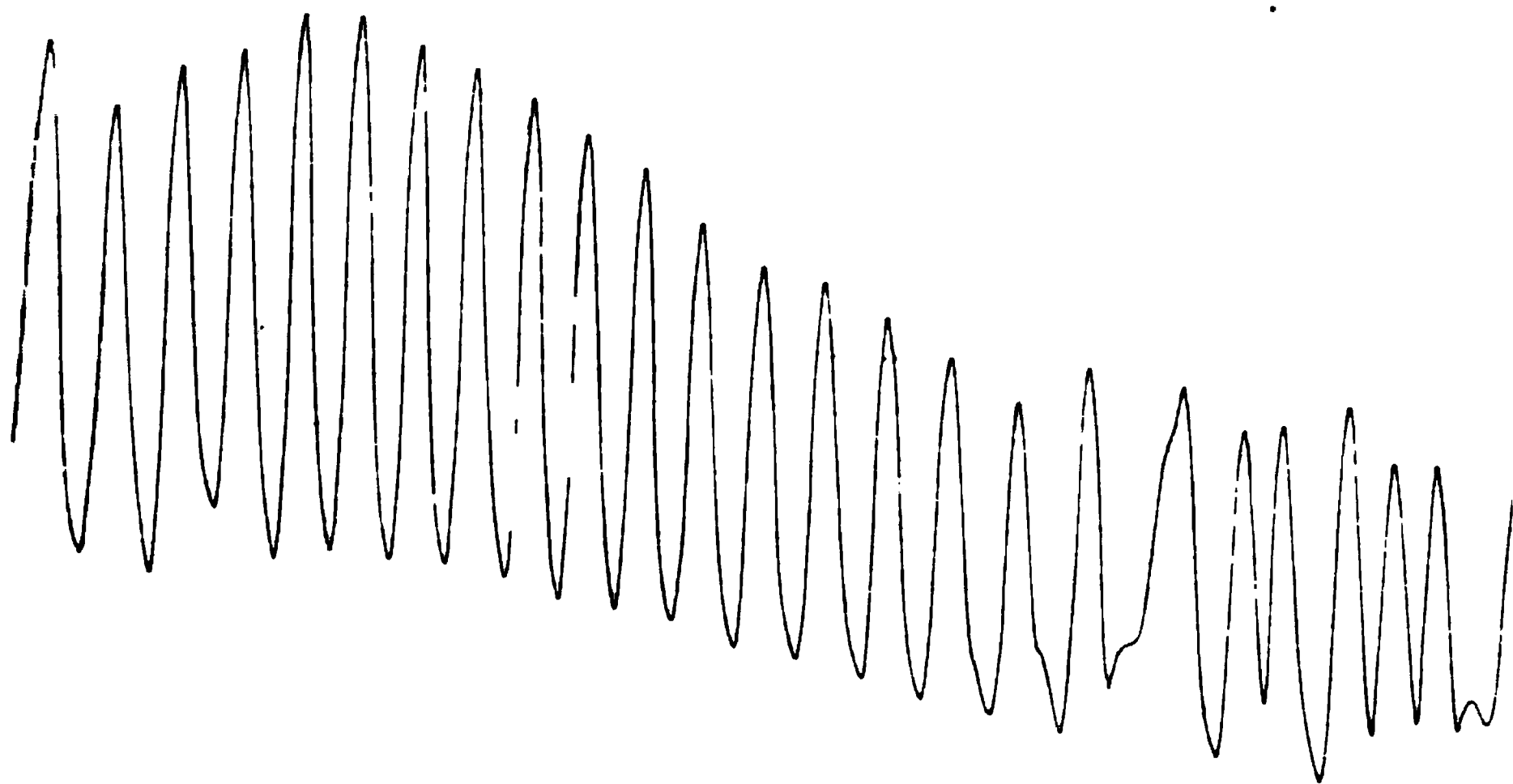
Wurde die Längsquetschung derart angelegt, dass ein Ventrikelabschnitt stillstand, so bleibt dieser, wie nicht anders sein kann, auch nach der queren Quetschung an den Vorhöfen in Ruhe, der andere schlägt anfangs seltener, später oft gruppenweise.

Wenn endlich ein Kammerabschnitt in Folge der Längsquetschung eine geringere Anzahl Systolen in der Zeiteinheit ausführt als der andere, so vermindert sich seine Frequenz nach der queren Quetschung der Vorhöfe nicht wesentlich, und dem entsprechend führen beide Ventrikelabschnitte in der Zeiteinheit nicht die gleiche Anzahl Systolen aus.

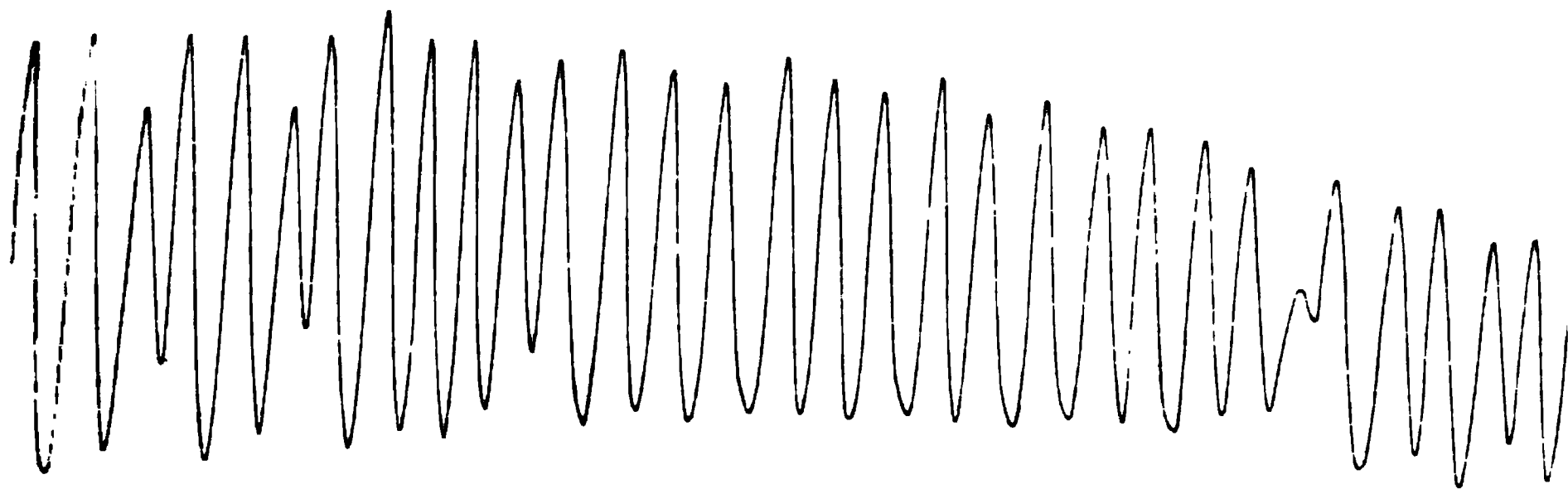
IV. Die letzte Versuchsreihe bestand darin, dass eine halbseitige quere Quetschung im Sulcus angelegt wurde, wenn nach einer Längsquetschung beide Kammerabschnitte für einige Zeit synchronisch pulsirt hatten. Sobald man die Ueberzeugung gewonnen hatte, dass der entsprechende Ventrikelabschnitt eine verminderte, aber constante Anzahl Systolen in der Zeiteinheit ausführte und der andere regelmässig pulsirte, wurde die quere Quetschung der Vorhöfe vorgenommen.

Nach dieser letzten Quetschung vermindert sich, wie nicht anders zu erwarten ist, die Zahl der Pulsschläge jenes Ventrikelabschnittes, welcher vorher stets die normale Frequenz gezeigt hatte. Der andere Abschnitt aber, welcher durch die Längsquetschung und durch die halbseitige quere Quetschung im Sulcus von den anderen Herztheilen physiologisch getrennt ist, fährt für einige Stunden mit der gleichen Frequenz, die er vor der Quetschung an den Vorhöfen besass, weiter zu pulsiren fort.

Andere besondere Erscheinungen, welche nach den angeführten Quetschungen hervortreten, sollen in der ausführlichen Mittheilung besprochen werden.



Absc.



Absc.

(Aus dem Institut für allgem. und experim. Pathologie der Universität Wien.)

Studien über Hirncirculation und Hirnoedem.

Erste Mittheilung.

Ueber das Vagus-Phänomen bei hohem Blutdrucke.

Von

Docent Dr. **Arthur Biedl** und Dr. **Max Reiner**.

(Hierzu Tafel X.)

Der Einfluss des Blutdruckes auf die Schlagfolge des Herzens ist schon von zahlreichen Experimentatoren geprüft worden. Die einschlägigen Versuche wurden entweder bei intacten Herznerven oder nach theilweiser oder gänzlicher Zerstörung der Herznerven ausgeführt. Die Frage nach dem Einflusse des Blutdruckes auf die Schlagfolge des entnervten Herzens ist wegen der Inconstanz der Versuchsergebnisse noch nicht vollständig gelöst. Dagegen hat sich bei intacten Herznerven ein constanteres Abhängigkeits-Verhältniss der Pulsfrequenz vom Blutdrucke in Thierversuchen ergeben. Dies ist zuerst von Marey¹⁾ im Jahre 1859 erhoben und dahin präcisirt worden, dass im Allgemeinen bei sinkendem Blutdrucke die Pulsfrequenz steigt, während sie sich umgekehrt bei steigendem Blutdrucke vermindert. Dann haben sich Bernstein²⁾, Asp³⁾ u. A. mit der Erforschung der möglichen Ursachen dieser Frequenz-Verminderung eingehend beschäftigt, ohne zu einem abschliessenden Urtheile zu gelangen. Die Thatsache selbst ist aber von allen späteren Beobachtern bestätigt worden.

Jede rasch einfallende Blutdrucksteigerung, fast gleichgültig, auf welche Weise sie ausgelöst wurde, hat regelmässig eine erhebliche Verlangsamung der Herzaction im Gefolge. Dieses Phänomen tritt sehr

1) Mémoires de la société de biologie. 1859.

2) Centralbl. f. med. Wissensch. 1863. — Archiv f. Anat. u. Physiol. 1864.

3) Arbeit a. d. phys. Anstalt zu Leipzig. 1868.

constant in Erscheinung. Steigt der Blutdruck durch irgend einen Eingriff rasch in die Höhe, so erfolgt dies, wie angegeben wird, meist unter anfänglicher Vermehrung der Pulsfrequenz. Auf der Höhe des Anstieges aber oder nahe derselben treten jene seltenen Herzschläge mit den grossen Elevationen in der Blutdruckcurve auf, welche die Athmungs-Elevationen verwischen und der Curve ein so charakteristisches Aussehen verleihen. Diese Pulse weisen alle Merkmale der sogenannten Vagus-Pulse auf.

Die Frage nach dem Ursprunge dieser Vagus-Pulse ist schon von früheren Experimentatoren zu Gunsten des centralen Ursprunges derselben in der Medulla oblongata entschieden worden. Es werden zwar unter Umständen auch nach Zerstörung der Oblongata oder nach der Durchtrennung der N. vagi leichte Retardationen der Pulsfrequenz bei rasch ansteigendem Blutdrucke beobachtet. Andererseits tritt nach Ausschaltung der peripheren Endapparate des Vagus durch Atropin eine solche Retardation niemals in Erscheinung¹⁾.

Diese Beobachtungen sprechen allerdings für einen möglichen peripheren Ursprung von Retardationen. Doch sind diese Retardationen peripheren Ursprunges immer gering in ihrer Intensität und inconstant in ihrer Erscheinung. Das constante und sofortige Weichen der Vagus-Pulse selbst auf der Höhe der Blutdrucksteigerung in dem Momente, als man die Vagi von ihren Centren abtrennt, ist für die Annahme entscheidend, dass das uns hier beschäftigende Phänomen durch eine Erregung der Vagus-Centra bedingt ist.

Dieser Vagus-Reizung nun haben einige Beobachter gewisse regulatorische Einflüsse auf die Blutvertheilung im Körper zugeschrieben. Die Frage nach den Ursachen der centralen Erregung ist aber durch diese Supposition in keiner Weise gefördert worden. Wir haben nun versucht, der Lösung dieser Frage durch eine Reihe von Experimenten näher zu treten.

Das beschriebene Phänomen tritt, wie erwähnt, bei plötzlichen Blutdruck-Anstiegen ganz verschiedenen Ursprunges ein. Für eine Reihe von Fällen durfte man nun annehmen, dass dieselben Reize, welche die Centra der Vasoconstrictoren für die Baueingeweide anregen, zu

1) Wohl aber die von Knoll studirten Unregelmässigkeiten der Pulscurve, welche beispielsweise auf Reizung der Nasenschleimhaut, auch bei durchschnittenen Vagis auftreten.

gleicher Zeit und in gleicher Weise auch auf die Kerne der Nervi vagi einwirken. Eine Dosis Strychnin setzt alle grauen Massen des Centralnervensystems in den Zustand erhöhter Erregbarkeit, und konnte demnach ihre Wirkungen auf die Centra der Vagi ebenso entfalten, wie auf jene der Vasoconstrictoren. Die gleiche Annahme dürfte beispielsweise auch bezüglich der Wirkungen des Erstickungsblutes gemacht werden. Auch ein auf dem Wege peripherer sensibler Nerven in das Centralnervensystem übermittelter Reiz konnte ebensowohl gleichzeitig auf die Bahn der Splanchnici, wie auf jene des Vagi reflectirt werden.

Es scheinen jedoch viele Umstände darauf hinzuweisen, dass diesem Momente der gleichzeitigen Miterregung nur eine nebensächliche Bedeutung innewohne. Bei der kurzen Latenzdauer der N. vagi würde man, sofern man diese gleichzeitige Erregung beider Centra durch den gleichen Reiz annimmt, auch ein mindestens gleichzeitiges Eintreffen beider Reizeffecte, der Blutdrucksteigerung und der Vagus-Pulse, erwarten können. Dies ist aber keineswegs der Fall. Es ist im Gegentheile für unser Phänomen bezeichnend, dass zuerst die Blutdrucksteigerung in Erscheinung tritt, in der Regel sogar unter anfänglicher Beschleunigung der Pulsfrequenz, und dass sich erst auf der Höhe des rasch erfolgten Anstieges die Vagus-Pulse hinzugesellen.

Vollends ausgeschlossen ist die directe Miterregung der Vagus-Centra bei jenen Formen von Blutdrucksteigerung, die überhaupt ohne primäre Betheiligung des Centralnervensystems zu Stande kommen, und die trotzdem die centrale Erregung der Hemmungsnerven des Herzens im Gefolge haben. Dieser Fall ist bekanntlich bei Reizung der peripheren Splanchnicusstümpfe gegeben. Auch im Anschlusse an die Ligatur der Aorta descendens beobachtet man das Phänomen.

In neuester Zeit endlich hat man im Nebennierenextract ein Mittel kennen gelernt, welches in hohem Grade fähig ist, durch Gefäss-Contraction zu mächtiger Blutdrucksteigerung zu führen. In der Erzielung dieser Gefäss-Contraction durch das Nebennierenextract concurriren nach den vorliegenden Untersuchungen zwei Ursachen. Einerseits die Erregung der Centra, daneben aber, und in vielleicht noch bedeutenderem Maasse, eine directe Reizung der peripheren Apparate an den Gefässen. Entsprechend der beträchtlichen und rasch einsetzenden Blutdrucksteigerung tritt bei der Nebennieren-

extract-Wirkung auch das Vagus-Phänomen in besonders schöner Weise auf.

Hier war aber erst zu erweisen, dass diese Vagus-Wirkung in die Kategorie jener Phänomene einzureihen sei, welche uns hier beschäftigen. Nachdem die centrale Erregung der vasoconstrictorischen Centra durch das Nebennieren-Extract feststeht, musste erst erwiesen werden, dass das Vagus-Phänomen auch hier als eine Folge der Drucksteigerung im Gefäss-Systeme, und nicht als Folge der directen, unmittelbaren Einwirkung des Extractes auf die Kerne der herzhemmenden Nerven anzusehen sei. Eine solche Annahme ist aber in der That von den meisten Beobachtern gemacht worden. Für uns war gegen diese Annahme die volle Uebereinstimmung zwischen der Blutdruck-Curve nach-Nebennierenextract-Injection und jener, welche man erhält, wenn die Blutdrucksteigerung auf einem anderen der genannten Wege ausgelöst wurde, insbesondere aber das schon oben erwähnte Moment des verspäteten Einsetzens der Vagus-Pulse erst auf der Höhe der Blutdruck-Elevation entscheidend.

Wir vermögen aber unsere Auffassung noch durch einen stringenteren Beweis zu stützen.

Wir haben nämlich das Nebennieren-Extract durch den peripheren Karotis-Stumpf direct hirnwärts injicirt. Es ist verständlich, dass diese Anordnung besonders geeignet erscheinen musste, die unmittelbaren Einwirkungen des Extractes auf die Centra zur Anschauung zu bringen. In der That hat auch diese Versuchs-Anordnung mehrere interessante Ergebnisse zu Tage gefördert, auf die wir in unseren weiteren Mittheilungen zurückkommen werden. Für die Entscheidung der vorliegenden Frage waren aber die folgenden Umstände maassgebend.

Sofort und in unmittelbarem Anschlusse an die Injection treten in der grossen Mehrzahl der Fälle Vagus-Pulse auf, die, meist sehr prägnant hervortretend, nicht anders denn als eine directe Folge der Injection, als Beweis für die Erregung der Vagus-Kerne durch das Extract selbst aufzufassen sind. Wir wollen dabei vorläufig die Frage ganz unerörtert lassen, ob dieselbe als ein Ausdruck der chemischen Wirkung des Extractes oder als Folge der durch dasselbe hervorgerufenen Anämie des Central-Nervensystems anzusprechen sind. Sicher aber ist, dass die Vagus-Wirkung nur ebenso lange andauert, als die Anämie besteht; mit dem Schwinden der Anämie, die wir sehr schön zur Anschauung bringen konnten,

schwinden auch die Vagus-Pulse. Das ganze Phänomen, das so plötzlich mit der Injection einsetzt, weicht in der Regel nach einem Bestande von 15—20" fast ebenso plötzlich, wenn die Anämie des Gehirnes und der Med. obl. schwindet, der Blutdruck mächtig ansteigt als Ausdruck dafür, dass die Substanz nunmehr im allgemeinen Kreisläufe ihre Wirksamkeit entfaltet, und mit diesem Blutdruckanstiege eine Hyperämie des Gehirnes sich etablirt. Jetzt erst, in der Regel bei gegenüber der Norm fast unverminderter Pulsfrequenz, tritt die eigentliche Blutdruck-Elevation unter ziemlich rapidem, staffelförmigem Ansteigen zu Tage, um auf der Höhe desselben das Vagus-Phänomen wieder prompt in Erscheinung treten zu lassen. (Vgl. die Curven der Tafel Nr. X.) Es kommt also bei der Injection von Nebennieren-Extract in den hirnwärts führenden Stumpf der A. carotis eine doppelte und zeitlich getrennte Vagus-Wirkung zu Stande, die erste als Ausdruck der directen Erregung der Vagus-Centra durch die Injection und die zweite, welche mit dem uns beschäftigenden Phänomene identisch ist, bei welcher die unmittelbare Erregung nicht mehr mitconcurriert. Zwischen beiden liegt eine Phase des Ansteigens des Blutdruckes bei mangelnden Vagus-Pulsen.

Bei intravenöser Injection des Extractes in den allgemeinen Kreislauf — und diese verstehen wir im Folgenden immer, wenn wir von Extract-Injection sprechen werden — sehen wir nur die an zweiter Stelle genannte Erregung auftreten.

Auch das Hypophysen-Extract gibt, intravenös injicirt, eine ganz ähnliche Blutdrucksteigerung wie das Nebennieren-Extract, und gleichfalls auf der Höhe derselben Vagus-Pulse. Diese beiden Effecte sind gegenüber der Nebennieren-Extract-Wirkung an Intensität geringer, aber von erheblicherer Dauer. Eine Hypophysen-Curve sieht aus wie eine in ihrer verticalen Dimension verkürzte, in ihrer horizontalen Dimension aber verlängerte Nebennieren-Extract-Curve.

Wir wollen nun unseren Erörterungen zunächst Versuche an solchen Thieren zu Grunde legen, bei welchen wir die Blutdrucksteigerung ohne Läsion irgend eines Nervenstammes erhalten haben, also entweder mittelst Ligatur der Aorta desc. oder mittelst Injection von Nebennieren-Extract. Beide Maassnahmen ziehen eine Anämie der Baueingeweide nach sich. Man konnte nun an einen, durch diese Anämie ausgelösten, consecutiven Reflex als Ursache der statt-

findenden Vagus-Erregung denken. Die centripetale Bahn für denselben konnte durch den Grenzstrang und die Nervi splanchnici gegeben sein. Diese Annahme schien a priori um so eher gerechtfertigt, als Goltz und Bernstein reflectorische Beziehungen zwischen Splanchnicus und Vagus aufgedeckt haben und Asp¹⁾ auf isolirte Reizung der centralen Splanchnicus-Stümpfe oder auf Reizung dieses Nerven in seinem Verlaufe das Phänomen der Vagus-Pulse regelmässig erhalten hat. Als zweiter Weg für die supponirte centripetale Reflex-Leitung konnten auch jene Bahnen angesprochen werden, welche unterhalb der Nervi splanchnici in's Rückenmark eintreten. In beiden Fällen müsste die Erregung, im Rückenmarke aufsteigend, zu den Vagus-Kernen geleitet werden. Als dritter möglicher Weg endlich kamen die Bauchäste der N. vagi in Betracht.

Indessen hat die Zerstörung aller dieser drei Bahnen in der Höhe des Diaphragmas eine wesentliche Aenderung des Versuchsergebnisses niemals im Gefolge. Selbst wenn man mit Fr. Franck²⁾ das Gehirn vom übrigen Körper in der Weise isolirt, dass es nur durch den Vagus mit demselben in Verbindung steht, tritt das Phänomen auf der Höhe der auf irgend welchem Wege herbeigeführten Blutdrucksteigerung auf.

Ein Reflex aber ist selbst durch diese radicale Operation nicht ausgeschlossen worden, nämlich jener, welcher vom Herzen selbst, auf dem Wege des N. depressor, ausgelöst werden kann. Wir konnten uns indessen überzeugen, dass eine nennenswerte Wirkung auch von Seiten dieses Nerven auszuschliessen sei. Durchschneidet man nämlich beim Kaninchen die N. depressores und vergleicht die Curven, welche die Splanchnicus-Reizung oder Nebennieren-Extract-Injection vor und nach der Durchschneidung ergeben hat, so lässt der nahezu unveränderte Charakter der beiden Curven-Stücke den Mangel einer irgendwie in's Gewicht fallenden Einflussnahme dieser Nerven in unseren Versuchen erkennen.

Es bleibt daher nur übrig, mit Asp anzunehmen, dass die angezogene, eclatante Verminderung der Pulsfrequenz von der Blutsteigerung als solcher abhängig, und dass sie ihrem grössten Theile nach von einer Wirkung rapid gesteigerten Blutdruckes auf

1) a. a. O.

2) Travaux du laboratoire de Marey. 1877.

die Hirnenden der herzhemmenden Nerven abzuleiten sei. Ueber das Wesen dieser Erregung haben wir aber mit dieser Erkenntniss noch keine Aufklärung gewonnen.

Nun sind aber seit Asp's Untersuchungen unsere Kenntnisse von der Circulation des Blutes im Gehirne wesentlich bereichert worden, und es konnten sich aus den seither neu gewonnenen Erfahrungen wichtige Folgerungen für unsere Frage ergeben.

Es muss hier vor Allem auf die von Knoll¹⁾ aufgedeckte Thatsache der Abhängigkeit des Liquordruckes vom Blutdrucke hingewiesen werden, und auf die Bedeutung, welche diesem Funde von vielen Seiten beigemessen wurde. Des Besonderen hat Grashey²⁾ auf Grund von physikalischen Experimenten dem Liquor cerebrospinalis einen erheblichen Einfluss auf den Hirnkreislauf zugeschrieben. Denn seinen Untersuchungen zu Folge erzeugt ein über eine gewisse Grenze wachsender centraler Gefässdruck nicht mehr eine wachsende Beschleunigung des Hirnkreislaufes, sondern im Gegentheile, Dank der Wirkung der die Gefässe umspülenden Cerebrospinalflüssigkeit, eine zunehmende Verminderung der das Gehirn durchströmenden Blutmenge. Auch Geigel, Benno Léwy etc. sind auf anderen Wegen zu ähnlichen Resultaten gelangt.

Es war nunmehr, wollte man diese Voraussetzungen als richtig anerkennen, gestattet, den gegebenen Gedankengang noch weiter dahin auszuspinnen, dass die Vagus-Pulse bei wachsendem Blutdrucke gerade in dem Momente auftreten, wenn die Grenze der Leistungsfähigkeit der Hirngefässe erreicht ist, wenn also der zunehmende Gefässdruck eine abnehmende Durchflussmenge des Gehirns zu erzeugen beginnt. Die Vagus-Pulse wären demnach mit der sich einstellenden Stauung in Beziehung zu bringen und in Bezug auf ihren Ursprung der Kategorie jener Vagus-Phänomene einzureihen gewesen, welche wir bei acuten Kreislaufstörungen im Gehirne überhaupt, z. B. beim pathologischen Hirndrucke, bei der Tenner-Kussmaul'schen Anämie etc. wahrnehmen. In allen diesen Fällen kommt einer Unterernährung der Centra, des Adiaemorrhisis cerebri nach Geigel³⁾ die Rolle des Reizes zu.

1) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1886.

2) Festschrift der Universität. München 1892.

3) Die Mechanik der Blutversorgung des Gehirns. Stuttgart 1890.

Diese Annahme kann aber für den vorliegenden Fall nicht als zu Recht bestehend anerkannt werden. Es bleibt nämlich auch nach der Eröffnung des Subarachnoidealraumes das beschriebene Phänomen unverändert bestehen, resp. es ist durch eine neuerliche Blutdrucksteigerung auch dann noch jeder Zeit hervorzurufen. Eine Beeinflussung des Versuchs-Ergebnisses durch den Liquordruck kann demnach nicht angenommen werden. Ueberdies ist schon durch Reiner und Schnitzler¹⁾ nachgewiesen worden, dass dem Liquor cerebrospinalis die früher für manche pathologischen Zustände des Gehirnes zugeschriebene Bedeutung in den meisten Fällen überhaupt nicht zukommen könne.

Indem wir so durch unsere Versuche die Grenze der möglichen Ursachen des Vagus-Phänomens immer weiter einzuengen suchten, schien die vorliegende Frage inzwischen von anderer Seite der Lösung zugeführt worden zu sein. E. v. Cyon²⁾ hat nämlich, gelegentlich seiner Studien über die „Verrichtungen der Hypophyse“, die Vagus-Phänomene bei hohem Blutdrucke mit der Function dieses Organes in Beziehung gebracht.

Seine diesbezüglichen Mittheilungen erstrecken sich auf Versuche dreifacher Art.

Es sind 1. Versuche mit Einspritzung von Hypophysen-Extract in den Kreislauf, 2. Versuche mit Reizungen und 3. mit Exstirpationen der Hypophyse.

Die sub 1 genannten Versuche haben kein neues Thatsachen-Material zu Tage gefördert. Dagegen gelangte Cyon durch die sub 2 und 3 angeführten Experimente zu folgenden Ergebnissen:

Die bei Reizung der Hypophyse verzeichneten Blutdruck-Curven zeigen eine auffallende Aehnlichkeit mit jenen Blutdruck-Curven, welche man von der Karotis nach Verschliessung der Aorta descend. erhält. Es war daher zu vermuthen, dass die Erregung der centralen Enden der Vagi, welche durch Druckerhöhung in der Schädelhöhle entsteht, nicht direct durch Druck auf die Vagus-Kerne, sondern erst reflectorisch von der Hypophyse ausgelöst wird. Zur Prüfung der Richtigkeit dieser Vermuthung unternahm Cyon die sub 3 genannte Versuchsreihe. Er comprimirte die Aorta descend. vor und nach der Exstirpation der Hypophyse. Das eindeutige Ergebniss aller

1) Archiv f. exp. Pathologie und Pharmakologie 1897. Bd. 38.

2) „Ueber die Verrichtungen der Hypophyse.“ Dieses Archiv Bd. 71.

in dieser Richtung angestellten Experimente war, dass die Verlangsamung der Herzschläge nach der Exstirpation der Hypophyse gerade so wegfällt, wie nach Durchschneidung der Nervi vagi. Hiermit in Uebereinstimmung beobachtete er, dass auch bei geöffnetem Schädeldache die Compression der Aorta bei steigendem Blutdrucke Vagus-Pulse hervorruft, dass dieses Phänomen aber nach der Zerstörung der Hypophyse ausbleibt. „Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die Erregungen der Vagi bei gesteigertem Drucke in der Schädelhöhle auf dem Umwege der Hypophyse geschehen, d. h. dass der Druck direct dieses Organ errege und die Reizung der Vagi nur auf reflectorischem Wege von der erregten Hypophyse erzeugt werde.“

Aus diesen Versuchsergebnissen zieht Cyon nun Schlüsse auf die Function der Hypophyse, die er als ein Schutzorgan für das Gehirn auffasst, bestimmt, einer „schädlichen Blutfülle“ des Gehirnes zweckmässig entgegen zu wirken. Diese Schutzwirkung kommt nach Cyon auf folgende Weise zu Stande.

„Das Hypophysen-Extract erzeugt eine Druckerhöhung durch allgemeine Contraction der kleinen Arterien. Bei Reizung der Hypophyse erfolgt sofort eine solche Contraction. Man braucht sich nur die unmittelbaren Folgen einer solchen allgemeinen Gefäss-Contraction für die Druckverhältnisse in der Schädelhöhle zu vergegenwärtigen, um deren grosse Nützlichkeit für die Erleichterung des Gehirnes von zu grosser Blutfülle einzusehen: diese Folgen sind: Verminderung der Blutfülle in den kleinen Arterien, geringe Erweiterung der grossen Arterien und Beschleunigung des Blutabflusses aus den Sinus und der Venen des Gehirns. Bei dem geringen Lumen der wenigen grösseren Arterien des Gehirns kann deren passive Erweiterung auf den Hirndruck nur einen zu vernachlässigenden Einfluss ausüben. Eine Erweiterung der kleinen Arterien würde dagegen nicht nur an sich selbst die Blutmengen in der Schädelhöhle vermehren, sondern etc.“ (S. 438).

Nun kann schon an diese Schlussfolgerungen eine Kritik geknüpft werden.

Sofern es überhaupt gestattet ist, von einer „allgemeinen“ Gefäss-Contraction zu sprechen, haben alle bisherigen am Thiere ausgeführten Untersuchungen eine wesentlich andere Wirkung solcher „allgemeinen“ Gefäss-Contractionen auf den Kreislauf des Gehirns aufgedeckt. Es hat sich nämlich gezeigt, dass alle jene Agentien, welche solche Contractionen hervorzurufen geeignet sind, den Blut-

gehalt der Schädelhöhle vergrössern, dass die das Gehirn in der Zeiteinheit passirende Blutmenge mit dem Blutdrucke eine Steigerung erfährt, und dass die Durchflussmenge unter solchen Umständen bis zu einem mehrfachen der normalen anwachsen kann. Diesen Standpunkt vertreten auch die neuesten einschlägischen Experimental-Arbeiten. So sagt Hill¹⁾: „Unter allen physiologischen Verhältnissen beschleunigt ein Anstieg des arteriellen Druckes die Blutströmung durch das Gehirn und ein Abfall verlangsamt dieselbe.“ Desgleichen kommt Howell²⁾ zu dem Schlusse, dass die Circulation im Gehirne sich von jener anderer Organe nicht unterscheide, „je grösser der arterielle Druck, um so reichlicher ist die Blutströmung,“ und temporäre Anämie kann auf diesem Wege nicht hervorgerufen werden. Die Hypophyse könnte demnach mit den ihr von Cyon zuerkannten Hilfsmitteln nicht die von diesem Autor erwartete, sondern müsste im Gegentheile eine ganz conträre Wirkung auf den Kreislauf im Schädelinneren ausüben.

Wenn aber die Schlussfolgerungen Cyon's in Zweifel zu ziehen waren, konnten dennoch seine thatsächlichen Angaben zu Recht bestehen. Wir sind jedoch bei der experimentellen Prüfung derselben zu Resultaten gelangt, welche mit den von Cyon mitgetheilten durchaus nicht übereinstimmen.

Cyon hat seine Operationsmethoden nicht mitgetheilt; mit der Begründung, dass er sie später beschreiben wolle. Er gibt nur an, dass es ihm gelungen sei, die Hypophyse elektrischen oder mechanischen Reizungen zu unterwerfen, theils ohne, theils mit Eröffnung der Schädelhöhle. In ersterem Falle wurde die Sattelhöhle von unten, in letzterem Falle von oben eröffnet.

Auch wir haben die Hypophyse auf zwei Wegen erreicht. Mit Versuchen an der Hypophyse bei überlebenden Thieren hat sich der eine von uns — Biedl³⁾ — schon vor längerer Zeit beschäftigt und darüber kurz berichtet. Die Hypophyse ist bei diesen Versuchen von der Mundhöhle aus präparirt worden; derselben Methode haben auch wir uns meistentheils bedient. Dieselbe bietet den Vortheil, dass die Hypophyse vollständig in situ und mit dem Central-

1) The Physiology and pathology of the cerebral circulation. London. J. & A. Churchill. 1898. p. 77.

2) American Journ. of Physiology. Vol. 1. 1898.

3) Wiener klin. Wochenschr. 1897. Nr. 8.

Nervensystem in Zusammenhang bleibt. Um die Hypophyse von oben anzugehen, mussten wir das Schädeldach breit eröffnen, die Dura spalten, den Riechlappen beiderseits durchtrennen, und nun das Stirnhirn so weit eleviren, bis das Chiasma an der Basis zum Vorschein kommt. Vor demselben haben wir nun die Nervi optici durchschnitten. Nun lässt sich das Vorderhirn leicht so weit eleviren, dass die Hypophyse freiliegt. Diese Methode, die wir nur zum Vergleiche herangezogen haben, ist aber nicht empfehlenswerth. Sie bietet, abgesehen von der schwereren Schädigung der Versuchsthiere, noch den Nachtheil, dass sich die Hypophyse in vielen Fällen vom übrigen Gehirne abtrennt und in der Sattelhöhle liegen bleibt. Wir wollen auch hier gleich vorausschicken, dass die Reizungs-Versuche von oben, nach Isolirung der Hypophyse vom Gehirne, kein irgendwie verwerthbares Ergebniss geliefert haben.

Die Versuche mit Reizung der nicht isolirten Hypophyse haben je nach der Natur des Reizes ein verschiedenes Resultat ergeben. Aenderungen des Blutdruckes auf Application mechanischer Reize auf die Hypophyse sahen wir kaum jemals, oder, wenn überhaupt, nur so minimale, die man in das Bereich der Fehlergrenzen weisen muss. In Bezug auf die Pulsfrequenz sahen wir unter ca. 20 Versuchen nur 2 Mal eine deutliche Retardation des Pulses auf die mechanische Reizung hin auftreten. Es waren dies aber zwei der ersten Versuche, als wir noch nicht gelernt hatten, den ausgeübten Druck genügend zu isoliren. Späterhin sahen wir mechanische Reizwirkungen überhaupt nicht mehr.

Dagegen haben die elektrischen Reizungen der Hypophyse in der Regel einen deutlichen Effect erkennen lassen. Denn in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle haben elektrische Reizungen Steigerung des Blutdruckes im Gefolge, in seltenen Fällen tritt keine Aenderung derselben, oder aber eine Absenkung auf. Diese Depression ist dann entweder nur vorübergehend und macht einer späteren Steigerung Platz, oder sie hält während der ganzen Dauer der Reizung an.

Aber in Bezug auf die Pulsfrequenz lässt der elektrische Reiz der Hypophyse einen typischen und prägnanten Erfolg vermissen. Die Pulsfrequenz bleibt entweder nahezu unverändert, oder es tritt mit dem Anstiege eine leichte Verminderung derselben (um ca. 5 bis 10 %) ein. Nur wenn, was übrigens selten der Fall ist, der Blutdruck rasch in die Höhe geht und stärker ansteigt, beginnt auf

der Höhe oder nahe derselben eine deutlichere Vagus-Wirkung. Wir sehen also auf elektrische Reizung der Hypophyse nur solche Veränderungen der Blutdruck-Curve und der Pulsfrequenz auftreten, wie sie in gleicher Weise von den meisten Stellen der Hirnrinde und auch vom Hirnstamme¹⁾ auszulösen sind. Das Gleiche gilt auch für den Fall, als die Hypophyse, von oben präparirt, mit dem Gehirne in Zusammenhang geblieben war und nun gereizt wird. Trennt man dann die Hypophyse ab und reizt die Stelle, an der sie lag, oder auch andere Stellen der Umgebung, so ändert sich nichts am Erfolge der Reizungen. Das von uns studirte Vagus-Phänomen sahen wir aber niemals oder, wenn überhaupt, nur rudimentär auftreten.

Aber noch beweisender gegen Cyon sind unsere Versuche mit Exstirpation der Hypophyse.

Wir exstirpirten das Organ in der Regel von dem an der Schädelbasis angelegten Trepanloche aus. Nur in wenigen Fällen gingen wir, wie später ausführlicher bemerkt werden wird, anders vor. Zur Erzeugung der Blutdrucksteigerung bedienten wir uns der auch von Cyon benutzten Methode, nämlich der Compression der Aorta desc. Wir nahmen dieselbe bei narkotisirten Thieren im Abdomen, knapp am Zwerchfelle, vor, bei curarisirten, also künstlich geathmeten Thieren im Thorax. Wir begnügten uns aber niemals mit dieser Methode allein, sondern zogen zum Vergleiche immer auch Injectionen von Nebennieren-Extract heran.

Alle diese Versuche, gleichgültig, ob die Blutdrucksteigerung auf die eine oder andere Weise herbeigeführt wurde, ergaben übereinstimmend, dass ein Schwinden des charakteristischen Vagus-Phänomens niemals in Erscheinung tritt. Im Gegentheil trat das Phänomen auch nach vorgenommener Exstirpation immer wieder, meist ganz unverändert, hervor. Wir müssen noch hinzufügen, dass wir die Versuche nicht bloss an Kaninchen und Katzen ausgeführt haben, also bei Thiergattungen, bei welchen das Phänomen von vornherein nicht ganz prägnant zu sein pflegt, sondern auch an Hunden, bei welchen, wie bekannt, das Phänomen de norma sehr deutlich auftritt. Aber auch hier ändert die Operation nichts am Erfolge des Versuches.

1) Ueber Blutdrucksteigerung auf Reizung des Hirnstammes hat der Eine von uns (Biedl) im Anschlusse an eine Mittheilung von Horsley und Bevoor am Physiologen-Congress in Cambridge (1898) kurz berichtet.

Cyon's Deutung gemäss besteht nun aber eine directe nervöse Beziehung zwischen der Hypophyse und den Vagus-Kernen. Es musste also die Frage, ob eine solche Bahn existirt, noch auf Grund von Durchschneidungs-Versuchen besonders geprüft werden. Wir haben solche Versuche ausgeführt, und schildern ein Experiment aus dieser Versuchsreihe als Typus.

An einem durch Chloroform narkotisirten, später künstlich geathmeten Hunde wird die Membrana atlantooccipitalis der Länge nach gespalten und dadurch der Subarachnoidalraum eröffnet. Die Oeffnung wird nach oben hin durch Resection des Os occipit. so weit vergrössert, dass das Kleinhirn etwas erhoben und dadurch die Rautengrube ganz zur Anschauung gebracht werden kann. Vor der weiteren Fortsetzung des Versuches überzeugt uns eine vorausgeschickte Injection von Nebennierenextract, dass das Vagus-Phänomen in der gewohnten, präzisen Weise auszulösen sei. Nun trennten wir die Medulla oblongata durch einen, knapp oberhalb der Vaguskerne geführten Schnitt vollständig vom Hirnstamme ab und führten einen zweiten Schnitt durch die Medulla zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel. Dadurch waren die an sich vollkommen intacten Vagus-Kerne zwar mit ihren zugehörigen Nerven in Verbindung, von allen anderen nervösen Beziehungen aber vollständig losgelöst. Es konnten, mit Ausnahme des Depressor-Reflexes, dessen Beziehung mit den Vagus-Kernen nicht tangirt worden war, kein Reflex auf die Kerne des Vagi ablaufen, weder vom Rückenmark, noch von irgend einem Theile des Gehirnes. Es musste also auch jene Bahn zerstört worden sein, welche die Erregungen der Hypophyse zu den Vagus-Kernen leiten konnte, und nach Cyon „in der Umgebung der Thalami optici, vielleicht im Tuber cinereum“ verläuft. Und trotz alledem trat nun auf Aorten-Compression oder intravenöse Injection von Nebennieren-Extract das Vagus-Phänomen ebenso prägnant hervor, als wenn das Centralnervensystem vollends intact geblieben wäre.

Um nun auch die „chemischen“ Wirkungen der Hypophyse auszuschliessen, exstirpirten wir das gesammte, vor dem ersten Schnitte liegende Gehirn und legten ein besonderes Gewicht darauf, jenen Antheil der Hypophyse noch besonders zu entfernen, der in der Sattelhöhle liegen geblieben war. Aber auch jetzt trat das Vagus-Phänomen, an Stärke nur wenig vermindert, in typischer und prägnanter Weise hervor. Dass auch diese Vagus-Wirkung eine centrale war, erwies die auf der Höhe des Phänomens vorgenommene Durch-

schneidung der Vagi. Dieselbe brachte, unter ziemlich erheblichem weiteren Ansteigen des Blutdruckes, das Phänomen sofort zum Schwinden.

Solche Versuchsergebnisse aber müssen jede Antheilnahme der Zirbel-Drüse am Vagus-Phänomene vollständig ausschliessen; eine reflectorische Anregung der Vagus-Kerne, nachdem jede nervöse Verbindung und damit auch die von Cyon supponirte Bahn unterbrochen war; eine chemische Anregung, nachdem das Organ als Ganzes entfernt war. Demnach müssen wir zu dem Schlusse gelangen, dass die Hypophyse mit der centralen Erregung der Vagi bei hohem Blutdrucke in keinerlei directer oder indirecter Beziehung steht.

v. Cyon hat seine, von uns angefochtenen Versuchs-Ergebnisse noch durch zwei vorläufige Mittheilungen ergänzt, welche uns noch vor Abschluss des Manuscriptes vorliegen, nämlich: „Ueber die physiologische Bestimmung der wirksamen Substanz der Nebennieren“¹⁾ und: „Die Verrichtungen der Hypophyse, zweite Mittheilung“²⁾. Für die von uns untersuchte Frage sind Punkt 4 und 5 der ersten Mittheilung von Belang. Sie lauten: „4. Die vorübergehende Verlangsamung der Herzschläge, welche oft im Beginne der Einspritzung des Nebennieren-Extractes beobachtet wird, hängt nicht von einer directen Erregung der Vagus-Centren ab. Sie wird erzeugt durch die momentane Erregung der Hypophyse als Folge der plötzlichen Drucksteigerung in der Schädelhöhle. Die Wirkung auf die Vagi hat also hier denselben Ursprung wie bei den Versuchen mit plötzlicher Compression der Aorta. 5. Bei geschlossener Schädelhöhle oder bei intacter Dura mater ist diese plötzliche Drucksteigerung nur momentan und macht einer Druckminderung Platz. Das Gehirn ist während der Dauer der allgemeinen Drucksteigerung eher anämisch.“

Wir möchten hier anmerken, dass wir eine im Beginne der Einspritzung von Nebennieren-Extract auftretende Verlangsamung der Herzschläge bei intravenöser Injection nicht kennen. Wir haben

1) Dieses Archiv Bd. 72 S. 370.

2) Dieses Archiv Bd. 72 S. 635.

im Gegentheile immer wieder gefunden, dass die Verlangsamung der Herzschläge erst dann eintritt, wenn der Blutdruck vorerst gestiegen ist. Und überdies geschieht dieser Anstieg, wie allgemein beschrieben wird, unter anfänglicher Beschleunigung der Pulsfrequenz. Nur bei intraarterieller Injection von Nebennieren-Extract, hinwärts in den peripheren Karotisstamm, haben wir ausserdem noch eine anfängliche Verlangsamung der Herzschläge aufgedeckt, von der wir nachweisen konnten, dass sie durch unmittelbare (nicht erst durch den Blutdruckanstieg vermittelte) Einwirkung auf die Vagus-Centra zu Stande kommt.

Betreffs der neuerdings behaupteten Einwirkung der Hypophyse auf die Vagus-Centra verweisen wir auf unsere voranstehenden Ausführungen.

Den Punkt 5 anlangend, müssen wir nochmals betonen, dass nach unseren Erfahrungen der Umstand, ob die Schädelhöhle geschlossen oder offen ist, keinen wahrnehmbaren Unterschied vorbringt. Dass das Gehirn aber während der allgemeinen Drucksteigerung „eher anämisch“ sein sollte, steht mit allen bisherigen fremden und eigenen Erfahrungen, mit den Ergebnissen der Inspection und den Messungen der Durchflussmenge im offenen Widerspruch.

In seiner zweiten Mittheilung berichtet Cyon, dass auch die reflectorisch von der Nasenschleimhaut auszulösenden Verlangsamungen der Herzschlagfolge nach Zerstörung der Hypophyse ausbleiben. Nach unseren bisherigen Erfahrungen über die Verrichtungen der Hypophyse haben wir uns aber nicht bestimmt gefunden, auch diese Versuche einer Nachprüfung zu unterziehen. Endlich muss noch bemerkt werden, dass v. Cyon mit Hunden als Versuchsthieren, wegen der eigenthümlichen Beschaffenheit der Berner Thiere, schlechte Erfahrungen gemacht hat. Wir haben dagegen das von uns studirte Phänomen gerade bei Hunden in schöner Weise und mit grosser Regelmässigkeit auftreten sehen. Wir heben noch ausdrücklich hervor, dass sich unsere Erfahrungen nicht bloss auf Versuche an Hunden, sondern auch auf solche an Katzen, und ganz besonders auch auf Versuche an Kaninchen stützen.

Die Nachprüfung der Cyon'schen Experimente hat uns demnach von unserem geraden Versuchesplane abgelenkt und auf einen Umweg geleitet. Aber wir haben denselben nicht ohne Nutzen be-

treten. Wir haben auf demselben, insbesondere durch den letzten Versuch mit vollständiger Isolirung des Vagus-Centrums, erfahren, dass das ganze Phänomen im Vagus-Kerne selbst ausgelöst wird, ohne Betheiligung anderer Gebilde der Schädelhöhle; dass kein Reflex, kein Liquordruck, keine allgemeinen Hirncirculations-Verhältnisse, sondern einzig und allein Vorgänge, die sich in den Vagus-Kernen selbst abspielen, die hierbei thätigen Factoren sind.

Diese Vorgänge werden nur durch die raschen Steigerungen des centralen Gefäßdruckes eingeleitet. Wie jetzt wohl nicht mehr geleugnet wird, führen die Steigerungen des centralen Gefäßdruckes zu einer intensiven Hyperämie aller Theile des Gehirnes, und demnach auch der Vagus-Centra. Es können sich nun unsere Vorstellungen über den Modus, wie diese Hyperämie die Rolle des Reizes übernimmt, nach drei Richtungen hin bewegen.

1. Es wäre zunächst möglich, dass die Hyperämie an sich oder die aus ihr hervorgehende Ueberernährung der grauen Centra einen Reiz ausübt, resp. die Centra in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit versetzt, wobei schon die normalen Reize die erhöhte Wirkung verursachen können. Für diese Annahme würde z. B. die Wahrnehmung sprechen, dass gerade solche Thiere, deren Vagi auch de norma dauernd tonisch erregt sind, besonders geeignete Objecte für diese Versuche abgeben. Für die Erkenntniss der materiellen Grundlagen der hierbei thätigen Vorgänge hätten wir mit dieser Annahme allerdings am wenigsten gewonnen.

2. Die zweite Annahme beträfe die mechanischen Folgen der Gefäß-Dilatation in den Kernen. Wir haben bereits ausdrücklich hervorgehoben, dass eine Erweiterung der Hirnarterien niemals zu Compression der Venen und der Capillaren und consecutiv zu Anämie mit ihren Folgen führen könne¹⁾, könnten aber der Vor-

1) Hill, dessen Ansichten über die physiologischen Verhältnisse des Hirnkreislaufes wir oben bereits mitgetheilt haben, sagt l. c. (pag. 69), dass es möglich sei, dass ein „very sudden and abnormally high rise“ des arteriellen Blutdruckes die Arterien an der Hirnbasis so ausdehnt, dass die Capillargebiete temporär exprimirt werden, und deswegen Anämie entsteht. Dieser Effect könne nur ein momentaner sein, und dann regulire sich die Circulation selbst, und die Blutströmung werde wieder beschleunigt. Diese Verhältnisse waren aber nur in Versuchen gegeben, bei welcher eine Injection von defibrinirtem Blute unter hohem Drucke in die periphere Karotis ausgeführt wurde. Hierbei trat Pulsverlangsamung und Blutdrucksteigerung ein, Erscheinungen, welche von Hill im erwähnten Sinne als Folgen der Anämie gedeutet werden. „The essential factor

stellung Raum geben, dass eine Erweiterung der Gefässe unter hohem Drucke eine Compression der sie umgebenden Gewebstheile, einen erhöhten Gewebedruck im Gefolge habe. Die nächste Consequenz wäre ein Ausdrücken der Flüssigkeit aus den Geweben. Inwieweit eine solche Vermehrung des Gewebedrucks, bzw. Verarmung der Gewebe an Flüssigkeit auf den normalen Ablauf der Functionen der einzelnen Kerne des Centralnervensystems einwirken kann, darüber fehlen uns allerdings jegliche Kenntnisse, und es muss bemerkt werden, dass diese Annahme a priori die geringste Wahrscheinlichkeit für sich hat.

3. Es wäre aber noch eine Annahme zu machen, welche, gegenüber der jetzt vorgebrachten, direct entgegengesetzte Endwirkungen der Hyperämie betreffen würde. Die zweifellos eintretende Hyperämie der Vagus-Kerne könnte nämlich zu einer vermehrten Transsudation aus dem Blute in's Gewebe führen, wodurch ein vorübergehendes Oedem der Kerne hervorgerufen würde. Das Auftreten der Vagus-Pulse bei hohem Drucke wäre hernach als Folge dieses Oedems aufzufassen. Für diese Annahme spricht, dass eine Hyperämie des Gehirnes zu einer Volumvermehrung führt. Wir erinnern hier an die Versuche von Spina¹⁾, in welchen sich, allerdings unter Hinzufügung eines neuen Factors (vorherige Durchtrennung der Oblongata und Vernichtung der von Spina daselbst supponirten vasoconstrictorischen Centren der Hirngefässe) durch Blutdrucksteigerung mächtige Volumvermehrung des Gehirnes nachweisen liess. Wir wollen noch bemerken, dass das rasche Auftreten und das rasche Verschwinden des Vagus-Phänomens nicht unbedingt gegen diese Annahme spricht. Die ganze Frage wird aber erst spruchreif werden, wenn unsere Kenntnisse über das Hirnoedem durch bessere experimentelle Grundlagen eine Klärung erfahren haben werden. Nach dieser Richtung hin werden sich also unsere weiteren Versuche bewegen.

is the sharp application of the full pressure of the injecting fluid." (pag. 135.) Diese Deutung hat Hill durch Messung der Strömungsgeschwindigkeit nicht erhärtet. Ueberdies sind hier Bedingungen geschaffen, die wohl weder unter physiologischen, noch unter pathologischen Verhältnissen jemals zutreffen.

1) Wiener klin. Wochenschr. 1897. Nr. 48.

Erklärung der Curven auf Tafel Nr. X.

- Fig. 1. Blutdruck-Curve aus der art. carotis. Hürthle-Manometer. Hund, curarisirt. Injection von Nebennierenextract in die Karotis hirnwärts. Anfängliche Vagus-Wirkung, dann unter Blutdrucksteigerung relative Pulsbeschleunigung; erst jetzt das Vagus-Phänomen.
- Fig. 2. Blutdruck-Curve aus der art. carotis. Hürthle-Manometer. Kaninchen, curarisirt. Injection von Nebennierenextract in die Karotis hirnwärts. Primäre Vagus-Wirkung, dann Druckanstieg.
- Fig. 3. Blutdruck-Curve aus der art. femoral. Hg. Manometer. Hund, curarisirt. Injection von Nebennierenextract in die Karotis hinwärts. Schädelkapsel intact.
- Fig. 4. Blutdruck-Curve aus der art. femoral. Hg. Manometer. Hund, curarisirt. Injection von Nebennierenextract in die Karotis hinwärts. Schädel auf der gleichen Seite trepanirt, Duralsack eröffnet.

Sofort nach der Injection erblasst das Gehirn; bei Marke α beginnt die Röthung, Volumzunahme und Vordrängen des Gehirns.

Die Curven, Fig. 1 und 2 sind von links nach rechts, jene Fig. 3 und 4 von rechts nach links zu lesen.

(Aus dem thierphysiol. Laboratorium der kgl. landw. Hochschule zu Berlin.)

Die physiologischen Folgen der Gastroenterostomie.

Von

Dr. **Siegfried Rosenberg** (Berlin).

Wenn man zwischen Magen und Darm eine Communication herstellt derart, dass der für die Resorption in Fortfall kommende Darmabschnitt nicht zu gross ist, so kann man, unter der Voraussetzung, dass die Absonderung der Verdauungssäfte normal und die resorbirenden Organe nicht erkrankt sind, sich wohl vorstellen, dass die Ausnutzung der Nahrung in keiner Weise geschädigt sei. — Die Prüfung dieser Frage beim Menschen hat nun zu ganz widersprechenden Resultaten geführt. Denn während Heinsheimer bei zwei Patienten mit gutartiger Stenose des Pylorus nach der Operation das eine Mal vollkommen normale Ausnutzung und im zweiten Falle nur eine von ihm auf Ausschaltung eines grösseren Darmabschnittes zurückgeführte Beeinträchtigung der Fettaufsaugung fand, ergaben die Untersuchungen Joslin's bei zwei wegen carcinöser Pylorusstenose Gastroenterostomirten beide Male eine merkliche Störung sowohl der Stickstoff- wie der Fettresorption.

Unter diesen Umständen hielten Herr Professor Zuntz und ich — als wir gerade bei einem Hunde eine Gastroenterostomie als vorbereitende Operation zu anderen Zwecken gemacht hatten — es für angebracht, auch die Frage der Resorption in den Bereich unserer Untersuchungen zu ziehen, und das gefundene Resultat veranlasste uns dann, die Frage sowohl an diesem Hunde, wie an noch zwei anderen weiter zu verfolgen.

Die Operation wurde allemal so ausgeführt, dass nach erfolgter Laparotomie der Magen zwischen Pylorus und Duodenum durchschnitten und die Oeffnungen beider Schnittflächen durch doppelte Nahtreihen in sich geschlossen wurden. Hierauf wurde zwischen pars pylorica des Magens und dem untersten Duodenal- resp. obersten

Jejunalabschnitt eine Anastomose nach dem Wölfler'schen Verfahren hergestellt. Einer etwaigen Spornbildung beugten wir dadurch vor, dass wir das zuführende sowohl, wie das abführende Darmstück etwa je 2 cm von der Fistel entfernt noch durch eine besondere Stütznaht an den Magen befestigten.

Die Untersuchungen bezogen sich auf Stickstoff, Fett und Kohlehydrate und wurden nach bekannten Methoden ausgeführt.

Zur Abgrenzung des Kothes bedienten wir uns vielfach der von Cremer und Neumayer eingeführten Kieselsäure mit bestem Erfolge.

I. Hund.

Weibliches Thier von 23 750 g Gewicht. Operation am 16. November 1897. Die unterste Duodenalschlinge wird — da der Hund zu anderen Zwecken operirt wurde — aus der Bauchwunde nach aussen geleitet, wo sie p. p. einheilt und sich im Laufe der Zeit fast vollständig mit Epidermis überzieht.

1. Versuch. Gewicht 19 400 g.

Der Hund erhält bei vollkommenem Wohlbefinden am 24. November 500 g Hackfleisch und 70 g Kieselsäure zur Abgrenzung. Am 25., 26., 27., 28. und 29. November je 500 g Hackfleisch, 100 g Schmalz und 100 g Reis täglich in drei Portionen vertheilt; am 30. November 400 g Hackfleisch und 50 g Kieselsäure zur Abgrenzung.

Das Hackfleisch enthielt an N 3,4936 %
an Fett 8,7469 %.

Der Stickstoff im Reis wird zu 0,99 % berechnet. Der Hund hatte also eingenommen:

An N im Fleisch	87,3400 g
im Reis	4,9500 „
	<hr/>
	92,2900 g.
An Fett im Schmalz	500,0000 g
im Fleisch	218,6725 „
	<hr/>
	718,6725 g.

An K.-H. im Reis (zu 77 %) 385,0000 g.

Der Koth wurde in drei Portionen entleert, deren erste etwas lettig aussah und sehr sauer roch. Die zweite — am 30. — war breiig und enthielt einen Mantel von flüssigem, schnell erstarrendem Fett. Die dritte, sehr geringe zeigte nichts Besonderes. Nach dem Trocknen wog der Koth 154,15 g. Da er theilweise fettig war, so wurde er 24 Stunden lang kalt mit Aether extrahirt. Im Aetherextract fand man an N 0,1182 g, an Fett 34,8520 g, worin 18,0715 g saures Fett.

Im Restkoth fand sich noch

An N	9,7608 g
im 1. Aetherextract	0,1182 „
	<u>9,8790 g.</u>

Es waren eingenommen	92,2900 g
ausgeschieden	9,8790 „
resorbirt	<u>82,4110 g</u>
d. i. 89,8 %.	

An Fett fand sich noch im Restkoth:

Als freies Fett	22,3159 g	
worin saures Fett		13,9458 g
im 1. Aetherextract	34,8520 „	
worin saures Fett		18,0715 „
im Ganzen also: freies Fett	<u>57,1679 g</u>	
darin saures Fett		<u>32,0173 g</u>
verseiftes Fett	8,6621 „	
Gesammtfett	<u>65,8300 g.</u>	

Es waren eingenommen	718,6725 g
ausgeschieden	65,8300 „
resorbirt	<u>652,8425 g.</u>
d. i. 90,84 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 61,79 %.

An K.-H. fand sich im Koth 10,0189 g.

Eingenommen waren	385,0000 g
ausgeschieden	10,0189 „
resorbirt	<u>374,9811 g</u>
d. i. 97,4 %.	

2. Versuch. Gewicht 20 500 g.

Am 1., 2., 3., 4. und 5. December erhielt der Hund je 500 g Hackfleisch, 100 g Reis und 100 g Schmalz in je drei Portionen, am 6. 200 g Hackfleisch, 25 g Kieselsäure und etwas Knochen.

Das Hackfleisch enthielt an N	3,4558 %
an Fett	9,7726 %.

Es waren also eingenommen:

An N im Fleisch	86,3950 g
im Reis	4,9500 „
	<u>91,3450 g.</u>

An Fett im Schmalz	500,0000 g
im Fleisch	244,3150 „
	<u>744,3150 g.</u>

An K.-H.	385,0000 g.
------------------	-------------

Der fetthaltige, z. Th. lettig aussehende Koth wog nach dem Trocknen 129,05 g; er wurde 24 Stunden lang kalt mit Aether extrahirt.

Im Aetherextract fand sich an N 0,1905 g, an freiem Fett 41,3840 g, worin 24,2580 g saures Fett.

Im Restkoth fand sich an N.	7,2173 g
im 1. Aetherextract.	0,1905 „
	<u>7,4078 g.</u>

Es waren eingenommen	91,3450 g
ausgeschieden	7,4078 „
resorbirt	<u>83,9372 g.</u>

d. i. 91,89 %.

An Fett fand sich noch:

Als freies Fett 12,6367 g, darin saures Fett 8,7781 g, im Ganzen also (einschl. des Fettes im 1. Aetherextract) als freies Fett. . . .	54,0207 g
darin saures Fett.	33,0361 g
als verseiftes Fett	11,8381 „
Gesammtfett	<u>65,8588 g.</u>

Eingenommen waren	744,3150 g
ausgeschieden	65,8588 „
resorbirt	<u>678,4562 g</u>

d. i. 91,15 %.

Das Kothfett war gespalten zu 68,14 %.

An K.-H. waren eingenommen	385,0000 g
im Koth gefunden	9,9694 „
resorbirt	<u>375,0306 g</u>

d. i. 97,42 %.

8. Versuch. Gewicht 20 700 g.

Am 7., 8., 9. und 10. December erhält der Hund je 500 g Hackfleisch, 100 g Reis und 50 g Schmalz in je drei Portionen; am 11. Knochen.

Am 9. erbricht er stark, frisst das Erbrochene aber wieder quantitativ auf; am 10. ist der Appetit nur gering.

Das Fleisch enthielt an N.	3,2813 %
an Fett	10,4381 %.

Es waren also eingenommen:

An N im Fleisch	65,6260 g
im Reis	3,9600 „
	<u>69,5860 g.</u>

An Fett im Schmalz	200,0000 g
im Fleisch	208,7620 „
	<u>408,7620 g.</u>

Der Koth, war z. Th. breiig, z. Th. fest und wog trocken 76,75 g und liess sich ohne vorhergehende Aetherextraction pulverisiren.

An N fand sich darin 6,2015 g.

Es waren eingenommen	69,5860 g
ausgeschieden	6,2015 „
resorbirt	63,3845 g
d. i. 91,09 %.	

An Fett fand sich:

Als freies Fett	21,1784 g
darin saures Fett	14,2844 g
als verseiftes Fett	3,7142 „
Gesammtfett	24,8926 g.
Es waren eingenommen	408,7620 g
ausgeschieden	24,8924 „
resorbirt	383,8694 g
d. i. 93,91 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 72,31 %.

Es folgte nun aus äusseren Gründen in den Versuchen eine längere Pause, während welcher das Thier öfters erbrach.

4. Versuch. Gewicht des Hundes 21 650 g.

Am 21. Januar 1898 erhält er Knochen; am 22., 23., 24., 25. und 26. Januar je 500 g Hackfleisch, 100 g Reis und 100 g Schmalz; am 27. Knochen.

Das Hackfleisch enthielt an N	3,4713 %
an Fett.	8,2233 %.

Es waren also eingenommen:

An N im Fleisch	86,7825 g
im Reis	4,9500 „
	91,7325 g.
An Fett im Schmalz	500,0000 g
im Fleisch	205,5825 „
	705,5825 g.

Der Koth war schwarz, sehr fest und wurstförmig. Er wog trocken 194 g. Darin fand sich an N 11,7756 g.

Eingenommen waren	91,7325 g
ausgeschieden	11,7756 „
resorbirt	79,9569 g
d. i. 87,16 %.	

An Fett fand sich:

Als freies Fett	40,7147 g
darin saures Fett	27,3086 g
als verseiftes Fett.	14,0745 „
Gesammtfett	54,7892 g.

Eingenommen waren	705,5825 g
ausgeschieden	54,0745 „
resorbirt	<u>651,5080 g</u>
d. i. 92,34 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 75,53 %.

5. Versuch. Gewicht des Hundes 21 500 g.

Am 2. Februar 1898 erhält der Hund Knochen, am 3., 4., 5., 6. und 7. Februar je 500 g Hackfleisch, 200 g Schmalz und 100 g Reis in je drei Portionen; am 8. Knochen. Gewicht am Ende des Versuches 23 600 g.

Das Fleisch enthielt an N.	3,5038 %
an Fett	5,1437 %.

Es waren also eingenommen:

An N im Fleisch	87,5950 g
im Reis	4,9500 „
	<u>92,5450 g.</u>
An Fett im Schmalz	1000,0000 g
im Fleisch	128,5925 „
	<u>1128,5925 g.</u>
An K.-H.	385,0000 g.

Der Koth war schwarz, gebunden, fest und wog trocken 196,65 g.
Darin fand sich an N 12,6529 g.

Eingenommen waren	92,5450 g
ausgeschieden	12,6529 „
resorbirt	<u>79,8921 g</u>
d. i. 86,33 %.	

An Fett fand sich:

Als freies Fett	38,0820 g
darin saures Fett	14,9866 g
als Seifenfett.	9,5068 „
Gesammtfett	<u>47,5888 g.</u>
Eingenommen waren	1128,5925 g
ausgeschieden.	47,5888 „
resorbirt	<u>1081,0037 g</u>
d. i. 95,78 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 51,47 %.

An K.-H. waren eingenommen	385,0000 g
ausgeschieden	16,7569 „
resorbirt	<u>368,2431 g.</u>
d. i. 95,65 %.	

Es wurde noch ein weiterer Versuch angefangen, doch trat — bei vollkommenem Wohlbefinden des Thieres — wieder Erbrechen ein, so dass der Versuch abgebrochen werden musste.

II. Hund.

10100 g schwer, wird am 2. März 1898 operirt. Heilung erfolgt p. p.

1. Versuch. Gewicht des Hundes 9150 g.

Am 9. März erhält der Hund zur Abgrenzung Hackfleisch mit Kieselsäure; am 10., 11., 12., 13. und 14. je 200 g Hackfleisch, 50 g Schmalz und 75 g Reis in je drei Portionen; am 15. Hackfleisch und Kieselsäure.

Am 12. erbricht der Hund, frisst das Erbrochene aber wieder auf.

Das Fleisch enthielt an N. 3,3206 %
an Fett. 9,8917 %.

Es war also eingenommen:

An N im Fleisch 33,2060 g
im Reis 3,7125 „
36,9185 g.

An Fett im Schmalz 250,0000 g
im Fleisch 98,9170 „
348,9170 g.

An K.-H. 288,7500 g.

Der Koth war fest, von normalem Aussehen und wog trocken 45,8 g.

Darin fanden sich an N 3,2019 g.

Es waren eingenommen 36,9189 g
ausgeschieden 3,2019 „
resorbirt 33,7170 g
d. i. 91,32 %.

An Fett fand sich im Koth:

Als freies Fett 7,5575 g
darin saures Fett 5,4150 g
Als verseiftes Fett 2,3973 „
Gesammt-Fett 9,9548 g.
Eingenommen waren 348,9170 g
ausgeschieden 9,9548 „
resorbirt 338,9622 g
d. i. 97,15 %.

Gespalten war das Kothfett zu 78,48 %.

An K.-H. waren eingenommen 288,7500 g
ausgeschieden 4,9425 „
resorbirt 283,8075 g
d. i. 98,29 %.

2. Versuch. Gewicht des Hundes 9150 g.

Am 16., 17. und 18. März erhält er je 200 g Hackfleisch, 75 g Reis und 75 g Schmalz, erbricht aber am 18. und kann das Erbrochene — da er einen Maulkorb trug — nicht wieder fressen. Am 19. erbricht er nach der Fütterung abermals. Am 20. muss er fasten und erhält am 21. als Abgrenzung 200 g Hackfleisch und 20 g Kieselsäure. Am 22. und 23. frisst er je 200 g Hackfleisch, 75 g Reis und 75 g Schmalz, doch tritt am 23. wieder Erbrechen ein, worauf das Thier keine Nahrung mehr nehmen will. Am 24. frisst es 400 g rohes Hackfleisch; am 25. erhält es bei einem Gewicht von 9500 g kleingehackte Knochen; am 26., 27., 28., 29. und 30. je 300 g Hackfleisch und 75 g Schmalz ungekocht in je drei Portionen; am 31. Knochen.

Das Hackfleisch sah ungewöhnlich fett aus, und man merkte ohne Weiteres, dass der Schlächter Fett dazwischen gehackt hatte.

Es enthielt an N	3,1449 %
an Fett	19,3376 %.

Es war also eingenommen:

An N	47,1735 g.
An Fett im Schmalz	375,0000 g
im Fleisch	290,0640 „
	<u>665,0640 g.</u>

Der erste Koth wurde am 30. entleert; er war von salbenweicher Consistenz; in der Nacht vom 30. zum 31. erfolgte noch eine diarrhöische Entleerung; der letzte Koth wurde am 2. April wurstförmig ausgeschieden. — Der Koth war sehr fetthaltig und wog nach dem Trocknen 74,5 g. Er wurde 24 Stunden lang kalt mit Aether extrahirt, war dann aber noch so fetthaltig, dass man ihn in einem grossen Soxhlet-Apparat nochmals 12 Stunden extrahirte. Im Gesamtätherextract fand sich an N 0,2635 g und an Fett 37,7080, mit 21,7000 saurem Fett. Der Restkoth wurde noch auf Stickstoff, Fett und K.-H. untersucht.

An N fand man	2,6515 g
im 1. Aetherextract waren enthalten . . .	0,2635 „
	<u>2,9150 g.</u>

Es waren eingenommen	47,1735 g
ausgeschieden	2,9150 „
resorbirt	<u>44,2585 g.</u>

d. i. 93,82 %.

An Fett fand sich noch:

Als freies Fett 0,7029 g, darin saures Fett	
0,5674 g; im Ganzen also als freies Fett .	38,4109 g
darin saures Fett	22,2674 g
als verseiftes Fett	10,4112 „
Gesamtfett	<u>48,8221 g.</u>

Eingenommen waren	665,0640 g
ausgeschieden	48,8221 „
resorbirt	<u>616,2419 g.</u>
d. i. 92,66 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 66,93 %.

3. Versuch. Gewicht des Hundes 9500 g.

Am 1., 2., 3., 4. und 5. April erhält er je 200 g Hackfleisch, 50 g Reis und 100 g Schmalz in je drei Portionen; am 6. Knochen.

Das Hackfleisch enthielt an N	3,1887 %
an Fett	11,6606 %.

Es waren also eingenommen:

An N im Fleisch	31,8870 g
im Reis	2,4750 „
	<u>34,3620 g.</u>
An Fett im Schmalz	500,0000 g
im Fleisch	29,1515 „
	<u>529,1515 g.</u>
An K.-H.	192,5000 g.

Der Koth war geformt und von normalem Aussehen; getrocknet wog er 68,2 g.
Er enthielt an N 4,1873 g.

Es waren eingenommen	34,3620 g
ausgeschieden	4,1873 „
resorbirt	<u>30,1747 g.</u>
d. i. 87,81 %.	

An Fett fand sich:

Als freies Fett	14,2785 g	
darin saures Fett		9,5630 g
als verseiftes Fett.	7,6444 „	
Gesammtfett	<u>21,9229 g.</u>	
Es waren eingenommen	529,1515 g	
ausgeschieden	21,9229 „	
resorbirt	<u>507,2286 g</u>	
d. i. 95,86 %.		

Gespalten war das Kothfett zu 78,03 %.

An K.-H. waren eingenommen	192,5000 g
im Koth gefunden	8,5510 „
resorbirt	<u>183,9490 g</u>
d. i. 95,96 %.	

In der Folgezeit wurden die Versuche immer wieder durch Erbrechen gestört, so dass der Hund für die uns interessierende Frage nicht weiter zu benutzen war.

III. Hund.

Dachshund im Gewicht von 7200 g. Operation am 12. Juli 1898. Ein auf der Haut befindliches chronisches Ekzem hindert die prima reunio. Die Heilung erfolgt im Bereich der Hautwunde p. s. In den ersten zwei Tagen nach der Operation erbricht der Hund, dann ist er dauernd munter.

1. Versuch. Gewicht des Thieres 5 850 g.

Am 19. Juli erhält es 250 g Hackfleisch und Kieselsäure; am 20., 21., 22. und 23. in je drei Portionen je 200 g Hackfleisch, 25 g Reis und 25 g Schmalz; am 24. 170 g Hackfleisch und Kieselsäure.

Das Hackfleisch enthielt an N 3,3835 %
an Fett 7,0890 %.

Es waren also eingenommen:

An N im Fleisch	27,0680 g
im Reis	0,9900 „
	<hr/> 28,0580 g.
An Fett im Schmalz	100,0000 g
im Fleisch	56,7120 „
	<hr/> 156,7120 g.
An K.-H.	77,0000 g.

Der Koth war geformt, aber lettig. Nach dem Trocknen wog er 41,18 g. An N fand sich darin 2,1805 g.

Es waren eingenommen	28,0580 g
ausgeschieden	2,1805 „
resorbirt	<hr/> 25,8775 g
	d. i. 92,23 %.

An Fett fand sich:

Als freies Fett	16,1348 g	
darin saures Fett		7,3285 g
als verseiftes Fett	3,8104 „	
Gesammtfett	<hr/> 19,9452 g.	
Es waren eingenommen	156,7120 g	
ausgeschieden	19,9452 „	
resorbirt	<hr/> 136,7668 g	
	d. i. 87,27 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 55,85 %.

An K.-H. waren eingenommen	77,0000 g
ausgeschieden	4,0037 „
resorbirt	72,9963 g
d. i. 94,8 %.	

2. Versuch. Gewicht des Hundes 5 450 g.

Am 25. und 26. Juli erhält der Hund je 200 g Hackfleisch, 40 g Reis und 35 g Schmalz in je drei Portionen, erbricht aber am zweiten Tage. Er erhält am 27. bei einem Gewicht von 5300 g etwas Fleisch und Kieselsäure zur Abgrenzung und am 28., 29. und 30. je 200 g Hackfleisch, 35 g Reis und 30 g Schmalz, weigert sich aber am dritten Tage, seine Ration zu verzehren. Er muss daher am 31. fasten; am 1. August erhält er Fleisch und Kieselsäure zur Abgrenzung und am 2., 3., 4. und 5. August je 250 g rohes Hackfleisch und 30 g Schmalz in je 3 Portionen; und am 6. August 200 g Hackfleisch und Kieselsäure. Er frisst seine Ration stets mit grossem Appetit.

Das Hackfleisch enthielt an N	3,3099 %
an Fett	8,7721 %.

Es waren also eingenommen:

An N	33,099 g
An Fett im Fleisch	87,7210 g
im Schmalz	120,0000 „
	207,7210 g.

Der Koth dieser Periode wird erst am 7. mit dem Abgrenzungskoth in einer Portion entleert. Am Versuchskoth lassen sich zwei Portionen unterscheiden: die erste schwarz, trocken und fest, und die zweite, dem Abgrenzungskoth direct anliegende, lettig und von salbenartiger Consistenz. Der letztere Antheil fühlt sich auch nach dem Trocknen noch fettig an. Trocken wiegt der Gesamtkoth 21,2 g, darin fand sich an N 1,6365 g.

Eingenommen waren	33,0990 g
ausgeschieden	1,6365 „
resorbirt	31,4625 g
d. i. 95,34 %.	

An Fett fand sich:

Als freies Fett	4,8320 g	
darin saures Fett		3,2186 g
als verseiftes Fett	2,0130 „	
Gesamtfett	6,8450 g.	

Es waren eingenommen	207,7210 g
ausgeschieden	6,8450 „
resorbirt	200,8760 g
d. i. 96,7 %.	

Gespalten war das Kothfett zu 76,43 %.

3. Versuch. Gewicht des Hundes 5032 g.

Am 7. August erhält er 225 g Hackfleisch, 35 g Reis und 40 g Schmalz. Doch tritt Erbrechen ein. Am 8. erhält er Fleisch und Kieselsäure, wonach er wieder erbricht. Am 9. erhält er abermals Fleisch und Kieselsäure; diesmal erfolgt kein Erbrechen. Am 10. erhält er Knochen; am 11., 12., 13. und 14. August erhält er je 350 g rohes Hackfleisch und 40 g Schmalz in je drei Portionen; am 15. Knochen, nach denen etwas Erbrechen erfolgt.

Das Hackfleisch enthielt an N 3,4994 %
 an Fett 5,5142 %.

Es waren also eingenommen:

An N 48,9916 g.
 An Fett im Schmalz 160,0000 g
 im Fleisch 77,1988 „
237,1988 g.

Der Koth war geformt, lettig und nach dem Trocknen — bei einem Gewicht von 49 g — noch schmierig. Er wird in einem Soxhlet-Apparat mit Aether extrahirt. Das Aetherextract enthält 0,1615 g N und 12,3600 g Fett, worin 9,0625 g saures Fett.

Im Restkoth fand sich noch an N 4,5172 g
 im 1. Aetherextract 0,1615 „
4,6787 g.

Eingenommen waren 48,9916 g
 ausgeschieden 4,6787 „
resorbirt 44,3129 g
 d. i. 90,45 %.

Als Fett fand sich noch im Restkoth:

Als freies Fett 0,4870 g
 worin saures Fett 0,4131 g.
 Im Ganzen also als freies Fett. 12,8471 g
 darin saures Fett. 9,4756 g
 als verseiftes Fett 1,4015 „
Gesammtfett 14,2486 g.
 Eingenommen waren 237,1988 g
 ausgeschieden 14,2486 „
resorbirt 222,9502 g
 d. i. 93,95 %.

Gespalten war das Kothfett zu 76,34 %.

4. Versuch. Gewicht des Hundes 5444 g.

Am 16., 17., 18. und 19. August erhält er je 250 g rohes Hackfleisch und 30 g Schmalz in je drei Portionen, was mit grosser Gier verzehrt wird; am 20. Knochen, wonach etwas galliges Erbrechen erfolgt. Bei Schluss des Versuches wiegt der Hund 5555 g.

Das Hackfleisch enthielt an N 3,4155 %
 an Fett 6,8374 %.

Es waren also eingenommen:

An N 34,1550 g.
 An Fett im Schmalz 120,0000 g
 im Fleisch. 68,3740 „
 188,3740 g.

Der Koth war etwas lettig, wurstförmig und sehr zähe. Er wog nach dem Trocknen 51,7 g, darin fand sich an N 4,4776 g.

Es waren eingenommen 34,1550 g
 ausgeschieden 4,4776 „
 resorbirt 29,6774 g
 d. i. 86,89 %.

An Fett fand sich:

Als freies Fett 12,3303 g
 darin saures Fett 8,8673 g
 als verseiftes Fett 2,4704 „
 Gesamtfett 14,8007 g.
 Eingenommen waren 188,3740 g
 ausgeschieden 14,8007 „
 resorbirt 173,5733 g
 d. i. 92,14 %.

Gespalten war das Kothfett zu 76,6 %.

Bei vollkommenem Wohlbefinden des Thieres wurde mit den Versuchen aufgehört.

Die angeführten Versuche zeigen, dass die Gastroenterostomie von Störungen der Verdauung gefolgt ist, Störungen, die sich einerseits auf die Ausnutzung der Nahrung beziehen, andererseits in der Neigung zu häufigem Erbrechen kundgeben.

Was die Ausnützung anlangt, so wissen wir, dass ein Hund unter normalen Bedingungen den eingeführten Stickstoff des Fleisches und Fleischmehles zu 94—97 %, das Fett zu 94—98 % und die Kohlehydrate zu 97—99 % resorbirt. Vergleichen wir mit diesen Normalzahlen die in unseren Versuchen gefundenen Werthe, so ergibt sich — wie die beigelegte Uebersichtstabelle sofort erkennen lässt — ein Manco in der Verdauung, und zwar unter 12 Stickstoffuntersuchungen 10 Mal, unter 12 Fettuntersuchungen 6 Mal und unter 6 Kohlehydratuntersuchungen 3 Mal.

Nummer des		Resorption in Procenten von		
Hundes	Versuchs	N	Fett	K.-H.
I	1	89,30	90,84	97,40
	2	91,89	91,15	97,42
	3	91,09	93,91	—
	4	87,16	92,34	—
	5	86,33	95,78	95,65
II	1	91,32	97,15	98,29
	2	93,82	92,66	—
	3	87,81	95,86	95,56
III	1	92,23	87,27	94,8
	2	95,34	96,70	—
	3	90,45	93,95	—
	4	86,89	92,14	—

Die Erklärung für diese Störungen der Resorption ergibt sich aus der durch die Operation bedingten veränderten Einwirkung der Verdauungssäfte auf einander. Unter normalen Verhältnissen nämlich treten aus dem sich nur zeitweise öffnenden Pylorus immer nur kleine Mengen von Chymus in den Darm, wo sie sofort am Diverticulum Vateri in Wechselwirkung zu Galle und pankreatischem Saft treten. In Folge der sauren Reaction des Magensaftes wird aus der Galle Glykocholsäure und Mucin, sowie Bilirubin und Cholesterin ausgefällt, während andererseits die frei gewordene Taurocholsäure die noch nicht peptonisirten Eiweissstoffe flockig ausfällt und mit ihnen zugleich das Pepsin niederreisst. Inzwischen haben die Alkalien der Galle und des Bauchspeichels die Salzsäure des Magensaftes abgestumpft und damit der Pepsinwirkung, die nur in salzsaurer Lösung vor sich gehen kann, ein Ende gemacht. Das aber ist für den weiteren Ablauf der Verdauung von grosser Bedeutung. Denn wie schon Corvisart wusste, und Kühne später bestätigte, ist das Pepsin in salzsaurer Lösung im Stande, das tryptische Ferment des Pankreassaftes unwirksam zu machen, gewissermassen zu verdauen. — Aber auch noch in anderer Beziehung ist die Neutralisirung beziehentlich Alkalisierung des Chymus von Wichtigkeit. Ohne Weiteres klar ist das in Bezug auf die Fettverdauung. Denn diese ist abhängig von der Emulgirung der Fette, und Emulgirung kann immer nur in einem alkalischen Medium erfolgen. Dazu aber kommt ferner noch der Einfluss, den nach den interessanten Untersuchungen Linossier's die Salzsäure des Magensaftes auf das tryptische und amylolytische Ferment des Bauchspeichels ausübt. Linossier stellte nämlich fest, dass Salzsäurelösungen in Concentrationen, wie sie im

Magensaft vorkommen, sowie Magensaft selber, fast momentan die proteolytische und amylolytische Fähigkeit des pankreatischen Saftes vernichten, und dass diese Depotenzirung der Fermente um so geringer ausfällt, je schwächer die Concentration der Salzsäurelösung ist. — Auch diese Untersuchungen zeigen also wieder, wie nothwendig eine möglichst sofortige Abstumpfung der Säure des Chymus für einen normalen Ablauf der Verdauung ist. — Dieser Anforderung wird nun unter gewöhnlichen Verhältnissen bei der geringen Menge des jedes Mal aus dem Pylorus austretenden Speisebreies und dem sofortigen Vorbeipassiren am Vater'schen Divertikel genügt. Anders aber liegen die Verhältnisse nach einer Gastroenterostomie. Hier können bei jeder Contraction des Magens mehr oder weniger grosse Antheile seines Inhalts in den Darm treten; und ob nun die Salzsäure des Magens auf eine hinreichende Menge der alkalischen Säfte trifft, wie sie für den ungestörten Ablauf der Verdauung nothwendig ist, das bleibt lediglich dem Zufall überlassen. So kann es kommen, dass die disponible Taurocholsäure mit den Albuminaten nur einen Theil des Pepsins ausfällt, während der Rest in salzsaurer Lösung auf das Trypsin noch zu wirken vermag. Zu dieser Pepsinwirkung würde sich dann noch der depotenzirende Einfluss der nicht gesättigten Salzsäure auf das tryptische und ebenso auf das amylolytische Ferment gesellen. Auch in Bezug auf das fettspaltende Ferment wissen wir seit lange (vgl. Heidenhain in Hermann's Handbuch V I S. 192), dass es schon unter dem Einfluss schwacher Säuren zerstört wird; und endlich könnte die Alkalisierung des Darminhalts erst so spät erfolgen, dass die Fettverdauung erst in einem tiefen Darmabschnitt einsetzt und in Folge des allzu grossen Ausfalles der resorbirenden Oberfläche ein Manco aufweisen müsste. Die Möglichkeiten, die hier gegeben sind, sind sehr mannigfaltig; und diese Mannigfaltigkeit lässt es leicht verständlich erscheinen, warum nicht bloss bei den verschiedenen Hunden, sondern selbst bei ein und demselben Thier in den einzelnen Versuchen die Werthe für die Resorptionsgrössen so wechselnde sind.

Die zweite Störung der Verdauung, welche wir öfters beobachteten, war das Erbrechen, das ja auch bei gastroenterostomirten Menschen vielfach gesehen wird und hier den Nutzen der Operation oft vollkommen zu nichte macht. Als Ursachen für das Erbrechen findet man in der chirurgischen Literatur angegeben: mechanische

Abflussbehinderungen des Chymus und Einströmen von Galle und Bauchspeichel in den Magen.

Was die mechanischen Ursachen anlangt, wie Spornbildung, Einfließen des Mageninhalts nur in die zuführende Darmschlinge mit secundärer Dilatation derselben, Verengerung oder gar Verschluss der Fistelöffnung, so war von all' diesen Dingen bei unseren Versuchsthieren nichts vorhanden, wie die jedes Mal nach Beendigung der Versuche vorgenommene Obduction sicher stellte.

Die Behauptung aber, dass das Einfließen von Galle und Bauchspeichel in den Magen die Ursache des Erbrechens sei, beruht auf ganz willkürlichen Voraussetzungen; und als man daran ging, diese Frage einer wissenschaftlichen Prüfung zu unterziehen, da war ihre Haltlosigkeit sofort erwiesen. So mischte Dastre unter das Futter seiner Versuchshunde bis zu 250 g Ochsen- und Hundegalle, die in einer Mahlzeit verzehrt wurde, und sah danach nicht die geringste Störung. Ruggero Oddi legte nach Unterbindung und Durchschneidung des Choledochus eine Fistel zwischen Magen und Gallenblase an, so dass die gesammte Galle in den Magen fließen musste; auch diese Thiere blieben gesund und verhielten sich ganz wie normale Individuen. Endlich hat ganz neuerdings — als Erster unter den Chirurgen — Dr. Chlumskij diese Frage einer erneuten Prüfung unterzogen. Er durchschnitt den Darm und nähte die zuführende Schlinge in der Gegend der Cardia, die abführende in der Gegend des Pylorus in den Magen ein, so dass die gesammte Galle und der Bauchspeichel in den Magen fließen mussten. Die so operirten Thiere wurden krank; sie verloren den Appetit, bekamen einen unstillbaren Durst und gingen sehr schnell zu Grunde. Aber Erbrechen trat niemals ein. Um nun zu entscheiden, ob die Galle, oder der Bauchspeichel oder das Zusammenwirken beider jene Krankheitserscheinungen hervorrufe, machte Chlumskij noch zwei Reihen von Versuchen. In der einen unterband und durchschnitt er den Choledochus und legte eine Fistel zwischen Magen und Gallenblase an; er machte also dieselbe Operation, die Oddi schon vor ihm gemacht hatte. Die Thiere dieser Reihe blieben auch bei ihm vollkommen gesund. In der anderen Reihe machte er dieselbe Operation wie in der ersten Gruppe; nur unterband und durchschnitt er noch den Choledochus und etablierte eine Fistel zwischen Gallenblase und abführender Darmschlinge. Auf diese Weise gelangte also der Bauchspeichel in den Magen, während die Galle in die abführende Darm-

schlinge geleitet wurde. Die in dieser Weise operirten Thiere erkrankten genau unter denselben Erscheinungen wie die der ersten Gruppe, aber auch bei ihnen trat niemals Erbrechen ein. Und so kommt denn auch Chlumskij zu dem Schlusse, dass weder das Einströmen von Galle, noch von Bauchspeichel, noch endlich beider Säfte in den Magen als Ursache für das Erbrechen nach Gastroenterostomie angesehen werden könne, ohne dass er im Stande ist, eine Erklärung für diese Erscheinung zu geben.

Ich glaube nun, die hier bestehende Lücke ausfüllen zu können, muss für meine Erklärung aber auf alte, nicht publicirte Untersuchungen zurückgreifen, die ich vor Jahren in Gemeinschaft mit Herrn Professor Zuntz an einer von diesem ersonnenen Darmfistel machte. Diese Zuntz'sche Fistel gewannen wir in der Weise, dass wir ein beliebiges Darmstück nach unserer Wahl aus dem Zusammenhang herausschnitten, die Continuität des Darmes durch die Naht wieder herstellten und unseren Fisteldarm so um sein Mesenterium drehten, dass wir das stomachale Ende durch die Rückenmusculatur in der Gegend der rechten Niere herausführen konnten, während wir das anale Ende in die Bauchwunde einnähten. Wenn wir nun in diese Fistel eine Nährlösung, deren Resorption wir untersuchen wollten, einbrachten, so sahen wir regelmässig — bei zwei in dieser Weise operirten Hunden — einen Theil der Flüssigkeit durch den Darm hindurchgehen, während ein anderer, kleinerer Theil retrograd zur Anfangsstelle der Fistel zurückgedrängt wurde. Wir schlossen damals, dass die Peristaltik sich aus einer katastaltischen und einer anastaltischen Welle zusammensetzt. — Die Richtigkeit dieser Vorstellung ergibt sich nun auch aus einer neuerdings von Grützner publicirten Beobachtung. Dieser Autor brachte nämlich Quecksilber in den Magen einer Ratte, durchleuchtete mit Röntgenstrahlen und beobachtete den Quecksilberschatten auf dem Platincyansschirm. Da zeigte sich nun, nachdem das Quecksilber in den Darm übertreten war, dass es nicht unten an der Aualöffnung vorgeschoben, sondern dass es bald abwärts, bald aufwärts bewegt wurde, also im Sinne einer katastaltischen und anastaltischen Welle. — Dieses Verhalten der Peristaltik gibt uns nun den Schlüssel zum Verständniss des Erbrechens nach der Gastroenterostomie. Denn während unter normalen Verhältnissen durch den regulatorischen Mechanismus des Pylorus immer nur so kleine Antheile des Mageninhalts in den Darm übertreten, dass derselbe selbst auf der Höhe der Darmverdauung beinahe ganz

leer erscheint — weshalb er auch den Namen Leerdarm erhalten hat —, können nach der Gastroenterostomie je nach Massgabe der motorischen Kraft des Magens, der Grösse der Fistelöffnung und der Menge und Consistenz der eingeführten Ingesta bei jeder Contraction mehr oder weniger grosse Speisemengen in den Darm übertreten, auf den sie schon durch ihre Masse ganz mechanisch einen Reiz ausüben müssen. Es wird daher zu einer lebhaften Peristaltik, d. h. zu katastaltischen und anastaltischen Bewegungen des Darmes kommen. Und nun macht es keine Schwierigkeit, sich vorzustellen, wie eine retrograde Welle, die unter normalen Verhältnissen sich am geschlossenen Pylorus brechen würde, hier durch die Fistelöffnung eine grössere Menge Darminhalt in den Magen pumpen kann. Dass aber Darminhalt im Magen einen brechenerregenden Reiz ausübt, das kann — glaube ich — aus vielfachen klinischen Beobachtungen geschlossen werden.

In praktischer Beziehung ergibt sich aus dem Vorstehenden — was auch schon Chlumskij geschlossen hat —, dass die complicirten Operationsverfahren, welche der Galle und dem Bauchspeichel den Eintritt in den Magen verwehren sollen, ganz nutzlos sind, weil Galle und pankreatischer Saft mit dem Erbrechen gar nichts zu thun haben. Dahingegen können diese complicirten Verfahren leicht schädlich wirken, weil zu ihrer Ausführung sehr viel Zeit erforderlich ist, und die hier in Betracht kommenden Patienten langdauernde Operationen oft nicht mehr vertragen.

Inwieweit man zur Vermeidung des Erbrechens nach einer Gastroenterostomie die Ernährung der Patienten nicht bloss ganz im Allgemeinen, sondern speciell mit Rücksicht auf die jedes Mal gereichte Menge und Art der Nahrung, ihre Consistenz, die den Speisen zugesetzten Würzen u. dgl. m. zu überwachen hat, das ergibt sich nach dem Vorgesagten von selber.

L i t e r a t u r.

- 1) Chlumskij, Ueber die Gastroenterostomie. Beiträge z. klin. Chirurgie Bd. 20 H. 1 S. 231. 1898.
- 2) Cremer und Neumayer, Ueber Kothabgrenzung. Zeitschrift f. Biologie Bd. 35 S. 391. 1897.
- 3) Dastre, Recherches sur la bile. Archives de Physiologie sér. 5 t. 2 p. 315. 1890.

- 4) Grützner, Ueber die Bewegungen des Darminhalts. Dieses Archiv Bd. 71 H. 9/10 S. 506. 1898.
 - 5) Heinsheimer, Stoffwechseluntersuchungen bei zwei Fällen von Gastroenterostomie. Mittheilungen aus den Grenzgebieten etc. Bd. 1 H. 3. 1896.
 - 6) Joslin, Ueber Stoffwechseluntersuchungen etc. Berl. klin. Wochenschrift Nr. 48 S. 1047. 1897.
 - 7) Kühne, Ueber das Verhalten verschiedener organisirter und sog. ungeformter Fermente. Verhandl. d. naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. 1 S. 190. 1877.
 - 8) Linossier, Note sur la digestion pancréatique chez les hyperchlorhydriques. Compt. rend. hebdom. des séances et mémoires de la société de biologie no. 15 p. 394. 1897.
-

(From the Hull Physiological Laboratory of the University of Chicago.)

Ueber die physiologische Wirkung von Alkalien und Säuren in starker Verdünnung.

Von
Jacques Loeb.

Bekanntlich kann die Bewegung von Spermatozoen oder von Cilien, sobald sie dem Erlöschen nahe ist, dadurch wieder hervorgerufen werden, dass wir Alkalien in starker Verdünnung zufügen. Man sagt, dass das Alkali erregend wirke. Das aber erklärt die Sache nicht, da wir das Wort Erregung immer dann in der Physiologie anwenden, wenn eine Thätigkeitszunahme stattfindet, gleichviel, was die Ursache und Mechanik dieser Thätigkeitszunahme ist.

Wenn wir zu einer Mechanik dieser Wirkung der Alkalien vordringen wollen, so müssen wir die Frage aufwerfen, wie dieselben in den Chemismus oder die Energetik der Lebenserscheinungen eingreifen. Hierbei werden wir aber bald auf die bekannte Thatsache geführt, dass Alkalien einen fördernden Einfluss auf die Sauerstoffübertragung und damit die Oxydationsvorgänge in thierischen Geweben haben. Entsprechend haben Säuren den entgegengesetzten Effect. Es wäre daher denkbar, dass die alte Beobachtung über den angeblich „erregenden“ Einfluss der Alkalien auf die Flimmerbewegungen darauf zurückzuführen sei, dass der Zusatz von Alkali eine Zunahme der Oxydationsvorgänge und damit der Energieentwicklung bestimme.

Um diese Vermuthung zu prüfen, schlug ich Herrn Dr. Zoethout vor, zu versuchen, ob bei langsamer Sauerstoffentziehung die Flimmerbewegung nicht früher in einem neutralen als in einem alkalischen Medium zum Stillstand käme. Zum Studium der Flimmerbewegung wurden bewimperte Infusorien (Paramaecien) benutzt. Dieselben wurden in destillirtes Wasser gebracht und entweder in diesem beobachtet, oder es wurde dem destillirten Wasser etwas Säure oder

Alkali zugesetzt. Dann wurden alle drei Lösungen (oder zwei derselben) in Engelmann'sche Kammern gebracht und gleichzeitig demselben nicht zu starken Wasserstoffstrom ausgesetzt. Der Wasserstoff wurde sorgfältig in zwei Waschflaschen mit Alkali, eine mit übermangansaurem Kali und eine mit Wasser ausgewaschen, ehe er in die Engelmann'sche Kammer eintrat. Es ergab sich, dass Alkalien (NaHO) in schwacher Verdünnung die Lebensdauer der Paramaecien bei Sauerstoffentziehung erheblich vermehren. Allein die Verdünnung der Alkalilösung muss in diesen Fällen sehr gross sein. Eine Alkalilösung (NaHO) von $\frac{1}{1200}$ ‰ bis $\frac{1}{1000}$ ‰ verlängerte die Lebensdauer der Paramaecien bei langsamer Sauerstoffverdrängung um 100 bis 200 ‰! Bei stärkerer Verdünnung war das Alkali wirkungslos, bei geringerer Verdünnung beschleunigte es den Tod der Paramaecien. Säuren waren in jeder Verdünnung schädlich, schon eine $\frac{1}{1000}$ ‰ige Lösung von HCl beschleunigte das Ende. Es wurden viele Versuche angestellt. Sie fielen so eindeutig und schlagend aus, wie man es nur wünschen konnte.

Wir wissen, dass im Fieber die Alcalescenz des Blutes herabgesetzt ist. Ich habe daran gedacht, ob dieser Umstand nicht dazu beitragen könnte, den Substanz- und Kräftezerfall, der für das Fieber charakteristisch ist, herbeizuführen. Die verringerte Alcalescenz des Blutes muss zu einer Verringerung der Oxydationsvorgänge in den Geweben führen. Die Spaltungsvorgänge würden damit mehr in den Vordergrund treten. Ob diese Argumentation richtig ist oder nicht, ich schloss, dass die Paramaecien bei hoher Temperatur länger leben, wenn sie in einer schwach alkalischen Lösung sind, als wenn sie in neutraler oder gar saurer Lösung sich befinden, und die Versuche, die Herr Dr. Zoethout hierüber ausführte, bestätigten meinen Schluss. Bei Zusatz von Alkali (in derselben Concentration, wie bei Sauerstoffentziehung) lebten und bewegten sich die Paramaecien länger in einer Temperatur von 40° als in neutraler oder gar saurer Lösung.

Um schliesslich die letzten Bedenken zu beseitigen, schlug ich Herrn Dr. Zoethout vor, Versuche darüber anzustellen, ob die giftige Wirkung von Cyankalium durch Alkali verringert werden könnte. Wir wissen ja durch die Arbeiten von Claude Bernard und Geppert, dass Cyankalium dadurch tödtet, dass es die Sauerstoffaufnahme in den Geweben unmöglich macht. Wenn es nun gelänge, durch Zusatz von einer Spur von Alkali die giftigen Wir-

kungen von Cyankalium zu verringern, so würde damit eine neue Stütze geliefert für den Gedanken, dass die angeblich erregende Wirkung des Alkalis nur indirect erfolgt, nämlich dadurch, dass es die Sauerstoffübertragung in den Geweben und damit die Energieentwicklung steigert. Der Versuch wurde in folgender Weise angestellt: Ein Tropfen einer 1%igen KCN-Lösung wurde zu zehn Tropfen Wasser mit Paramecien zugefügt. In einer solchen Lösung gingen die Organismen bald zu Grunde. Fügt man aber Alkali hinzu, so dass die Alkalilösung weniger als $\frac{1}{200}$ % stark war, so blieben die Paramecien $\frac{1}{2}$ - bis 3 mal so lange am Leben. War die Alkalilösung stärker, so beschleunigte sie den Tod. Säuren wirkten wieder in jedem Verdünnungsgrad schädlich.

Es fragte sich nun, ob andere Gifte sich ebenso verhielten. Das war der Fall mit Atropin. Schwaches Alkali vermehrte die Widerstandsfähigkeit der Paramecien gegen Atropin, Säuren verminderten die Widerstandsfähigkeit. Ganz anders dagegen war der Einfluss der Alkalien bei Anwendung anderer Gifte. Bei Vergiftung mit Strychnin erwies sich Alkali wie Säure in jeder Verdünnung als schädlich, vorausgesetzt dass es überhaupt noch eine Wirkung übte. Auch bei Vergiftung mit Veratrin konnte die Lebensdauer der Paramecien nicht verlängert werden durch Zufügung schwacher Dosen von Alkali. Diese Versuche werden fortgesetzt.

Ich selbst stellte nun eine andere Versuchsreihe an, um die Wirkung der Alkalien und Säuren zu analysiren. Ich ging von der Annahme aus, dass bei Vorgängen des embryonalen Wachstums und vielleicht auch bei der Entwicklung synthetische Vorgänge in ausgedehntem Umfange stattfinden müssen. Nach Hoppe-Seyler ist es aber wesentlich die von Sauerstoff stammende Energie, welche Synthesen im Thierkörper ermöglicht. Es ist ja übrigens auch direct erwiesen, dass, von wenigen Anaeroben abgesehen, ohne freien Sauerstoff Wachstum und Entwicklung sehr bald zum Stillstand kommen. Ich versuchte desshalb, ob es nicht möglich sei, durch Zusatz von schwachem Alkali Entwicklung und Wachstum von Embryonen zu beschleunigen. Die Versuche stellte ich an Seeigellarven an. Es ergab sich, dass Zusatz von $1\frac{1}{2}$ —2 ccm einer $\frac{1}{10}$ normalen NaHO-Lösung zu 100 ccm Seewasser die Entwicklung und das Wachstum der Seeigellarven so erheblich beschleunigt, dass man kaum glauben sollte, dass man es im normalen Seewasser und in alkalischem Seewasser mit Individuen derselben Cultur zu thun hat. (Bei Zusatz

von 2 ccm NaHO zu Seewasser entsteht ein Niederschlag von Magnesiumhydroxyd und Calciumhydroxyd. Filtrirt man, so findet man, dass noch ca. 1,4 ccm der $\frac{1}{10}$ norm. NaHO-Lösung in Lösung bleibt.) Bei Zusatz von weniger Alkali beobachtet man keine Wirkung. Zusatz von mehr Alkali vermehrt im Wesentlichen nur den Niederschlag im Seewasser. Säuren verzögern in jeder Concentration Entwicklung und Wachsthum. Bereits Zusatz von 1 ccm einer $\frac{1}{10}$ norm. HCl-Lösung zu 100 ccm Seewasser verzögert die Entwicklung ganz erheblich. Aehnliche Versuche erhielt ich an Fischen, im Süßwasser wie im Seewasser. Ich glaube, dass wir daraufhin wohl schliessen dürfen, dass Alkalien in sehr verdünnter Lösung (etwa $\frac{1}{1000}$ — $\frac{1}{500}$ — normale NaHO-Lösung) die Oxydationsvorgänge in thierischen Geweben zu beschleunigen im Stande sind, während verdünnte Säuren die entgegengesetzte Wirkung haben.

Aus dem Gesagten ergeben sich eine Reihe von Problemen, die auch für die Praxis von Bedeutung werden dürften. Die erste Frage ist die, ob es sich nicht von Vorthail erweisen würde, wenn man in allen Fällen von Kochsalztransfusion, namentlich aber nach starkem Blutverlust, der Lösung etwas Alkali zufügen würde. Da für die oxydationsbeschleunigende Wirkung des Alkalis eine ausserordentlich schwache Concentration des Alkali nicht nur ausreichend, sondern geboten ist, so braucht man sich vor Nebenwirkungen des Alkalis nicht zu fürchten. Wie die Paramaecien bei O-Mangel länger am Leben bleiben, wenn ihnen Alkali geboten wird, so dürfte auch im Falle von grossen Blutverlusten der Zusatz von einer Spur Alkali bewirken, dass die Oxydationen trotz des herrschenden O-Mangels in den Geweben doch noch eine für die Erhaltung des Lebens ausreichende Intensität behalten. Man hat gelegentlich kohlensaures Natron der Kochsalzlösung bei Transfusionen zugefügt. Das ist durchaus rationell. Es ist nur noch der directe Nachweis zu bringen, dass gerade die Hydroxylionen in diesen Fällen das Werthvolle sind, dass sie eine oxydationserhöhende Wirkung haben, und es ist zu ermitteln, welches das Optimum der Verdünnung ist, in dem sie angewendet werden müssen.

Eine zweite Frage würde die sein, ob es sich nicht empfiehlt, im Fieber Alkali zu geben, um die Abnahme der Alcalescentz des Blutes zu verhindern resp. den schädlichen Wirkungen dieser Abnahme entgegen zu wirken. Wenn die Lebensdauer der Paramaecien bei hoher Temperatur durch Zusatz von Alkalien vermehrt

wird, so dürfte es auch wohl möglich sein, dass in hohem, langandauerndem Fieber die Widerstandsfähigkeit und Lebensdauer menschlicher Gewebe verlängert wird. Mit Versuchen zur Lösung dieser Probleme sind wir gegenwärtig beschäftigt. Ueber das Ergebniss werden wir an dieser Stelle berichten. Die ausführliche Arbeit von Dr. Zoethout wird im American Journal of Physiology, und der Bericht über meine Versuche an Seeigellarven wird in der Zeitschrift für Entwicklungsmechanik erscheinen. Ueber andere Wirkungen der Hydroxylionen, die bei stärkerer Concentration auftreten, habe ich in meinen Arbeiten über Ionenwirkungen bereits angefangen zu berichten (Pflüger's Archiv Bd. 69 und 71).

Ein paar Worte an Dr. Rich. v. Zeynek.

Von

E. von Cyon.

Aus dem letzten Hefte dieses Archivs (Heft 5/6 Bd. 73) erfahre ich zu meiner nicht geringen Ueberraschung, gleichzeitig mit dem Namen des Dr. v. Zeynek, dass ich, während seiner „einjährigen Abwesenheit von Wien“ gegen ihn einen „jede Begründung entbehrenden Angriff“ gerichtet habe, den er jetzt, glücklich „in das Laboratorium für medic. Chemie zurückgekehrt“, „auf das Entschiedenste“ zurückweisen muss; wobei er mir am Schluss ankündigt, dass ich auf den Genuss einer ferneren „Polemik“ (sic) mit ihm definitiv verzichten muss!

Aus der Auseinandersetzung des ohne Begründung Angegriffenen lerne ich noch, dass er Gasanalysen für die DDr. R. Heller, W. Mager und H. v. Schrötter ausgeführt hat, und dass „eine Stelle in v. Cyon's Kritik eine Bemerkung enthält, welche geeignet erscheint(?), die exacte Durchführung der Gasanalysen anzuzweifeln“. Diese Auseinandersetzung konnte meine Ueberraschung nur steigern, denn in meiner vor einem Jahre in diesem Archiv (Bd. 69 S. 93) erschienenen Kritik finde ich folgenden Passus über die Durchführung der Gasanalysen: „Zu letzteren (den gasometrischen Bestimmungen) benutzten sie zwar die vortrefflichen Methoden von Pflüger, welche ich in meiner Arbeit Paul Bert als Muster vorschlug; sie haben aber die Genauigkeit ihrer Messungen durch die Wahl der zur Gasbestimmung benutzten Blutmengen bedeutend verringert.“ Ich habe also die zu ihren Gasbestimmungen benutzten Methoden für vortrefflich erklärt und auch „die Genauigkeit ihrer Messungen“ anerkannt. Wo hat also Dr. v. Zeynek den gegen seine Messungen gerichteten Vorwurf herausgelesen?

Ich fand nur die Wahl der zur „Gasbestimmung benutzten Blutmengen“ bedenklich. Diese Wahl gehörte natürlich den DDr. Heller, Mager und v. Schrötter. Diese Autoren selbst fanden übrigens

diese Wahl nicht einwandsfrei, wie aus ihrem von mir citirten Satze klar hervorgeht. So z. B. schreiben sie (l. c. S. 43): „Des Ferneren wird man es nicht als einen groben Fehler bezeichnen können, dass wir, um eine möglichst grosse Gasmenge zur Analyse zu bekommen, das Gas von mehreren Versuchsthieren in einem Rohr gesammelt und untersucht haben . . . Die schöne Uebereinstimmung der geführten Stickstoffwerthe mit den von uns und von P. Bert bestimmten Zahlen spricht für die gewonnenen Resultate . . .“ „Wenn man weiss,“ setzte ich hinzu, „welche primitiven Methoden P. Bert, ein Feind der Decimalstellen und ein Verächter der Logarithmentafeln, zu seinen Gasanalysen gebraucht hat, so kann diese ‚schöne Uebereinstimmung‘ nur als ominöses Zeichen gelten . . .“

Auch in meiner letzten Berichtigung (dieses Arch. Bd. 72 S. 527) schrieb ich, „dass es kaum zulässig ist, Gesamtanalysen der Blutgase zu verwerthen, wenn die verwendeten Blutmengen mehreren Thieren entnommen sind, die ganz verschiedenen Versuchsverfahren ausgesetzt wurden“. Also auch diesmal kritisirte ich die Wahl der Blutmengen und gedachte mit keiner Silbe der „exakten Durchführung der Gasanalysen“.

Wir können Dr. v. Zeynek nur den wohlgemeinten Rath geben, er möge, ehe er sich zum Kampfe gegen nicht vorhandene Angriffe rüstet, erst genau nachlesen, was „auf das Entschiedenste zurückgewiesen werden“ muss. Sonst könnte er, wie in diesem Falle, den Verdacht erwecken, dass das Lob, das ich der „Genauigkeit“ seiner Messungen gespendet habe, nicht ganz zutreffend war.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)

Zur Messung der Muskelkraft am Menschen.

Nach Versuchen von cand. med. C. Hein und von Dr. med. Th. Siebert.

Von

L. Hermann.

1. Zusätzliche Bemerkungen, betr. die Ablösung der Ferse vom Boden.

(Vgl. dieses Archiv Bd. 62 S. 603.)

Vor Allem nehme ich Gelegenheit, einen Schreibfehler in dem nachträglichen Zusatz Bd. 62 S. 614 zu berichtigen; daselbst steht, O. Fischer habe nur den Fall der Lage des Schwerpunktes über der Fussgelenkaxe behandelt; es muss natürlich statt Fussgelenkaxe heissen Capitulumaxe.

In meiner Arbeit habe ich dargethan, dass die Ablösung der Ferse vom Boden auf zwei principiell verschiedene Arten geschehen kann: erstens bei vollständig freiem Stehen dadurch, dass der Schwerpunkt zuerst bis vertical über die Capitulumaxe vorgeschoben wird; Henke hat diesen Modus zuerst richtig erkannt und die dabei erforderliche Spannung der Wadenmuskeln richtig berechnet; — zweitens, bei beliebiger Lage des Schwerpunktes dadurch, dass noch eine feste Stütze hinzukommt, an welche sich das System ausser der festen Capitular-Drehaxe stützen kann; beim gewöhnlichen Stehen, wo die Schwerlinie hinter die Capitularaxe fällt, muss diese Stütze oder Führung an der Rückseite des Körpers liegen. Unter Voraussetzung dieser Führung habe ich für alle Lagen der Schwerlinie die zur Ablösung nöthige Muskelanstrengung berechnet.

Diese Anstrengung hat, wie ich gezeigt habe, den Betrag

$$M = \frac{P c}{l},$$

worin P das Körpergewicht, c der horizontale Abstand zwischen Schwerlinie und Capitulumaxe und l das von der Fussgelenkaxe auf die resultirende Zugrichtung der Wadenmuskeln gefällte Loth.

Diese Anstrengung wird also um so kleiner, je näher der Capitulum-axe die Schwerlinie fällt, und Null, wenn diese in jene hineinfällt, wie schon Henke bemerkt hat.

Dagegen ist die Gesamtspannung der Wadenmuskeln im Momente der Fersenablösung unabhängig von der Lage der Schwerlinie, nämlich stets (vgl. meine Arbeit S. 610):

$$\dot{Q}' = \frac{Pb}{l},$$

worin b der Abstand zwischen Capitulum- und Fussgelenkaxe.

Die absolute Kraft eines Muskels lässt sich definiren als das Maximum der Spannung, welche derselbe erreichen kann, ohne seine natürliche Länge zu ändern. Bei der Ablösung der Ferse ist daher das Mass der absoluten Kraft der Wadenmuskeln nicht, wie ich annahm, die Spannungszunahme M , sondern die Gesamtspannung Q' ; d. h. es ist für die Kraftmessung gleichgültig, welche Körperhaltung beim Ablösungsversuch obwaltet, wenn derselbe nur überhaupt ausführbar ist. Allerdings ist diejenige Haltung principiell am richtigsten, bei welcher die natürliche Länge der Wadenmuskeln möglichst erhalten ist. Aber schon beim gewöhnlichen Stehen sind dieselben bekanntlich etwas über ihre natürliche Länge gedehnt. Noch mehr ist dies bei bis vertical über die Capitula vorgeneigtem Schwerpunkt oder, wie ich es kurz bezeichnen will, bei der Henkeschen Stellung der Fall. Die Weber'sche Stellung, bei welcher der Körper offenbar nicht vorgeneigt war, ist daher der Henkeschen etwas vorzuziehen. Man findet nach bekannten Sätzen der Muskelphysik die Maximalspannung um so grösser, für je grössere Muskellänge sie bestimmt wird; ein gedehnter Muskel erreicht höhere Gesamtspannung als ein ungedehnter und ein verkürzter Muskel geringere (Schwann'scher Versuch).

Es wird nicht überflüssig sein, mit einigen Worten Weber in Schutz zu nehmen gegen den Gedanken, er habe die zur Ablösung der Ferse erforderliche Vorneigung des Körpers übersehen; man könnte auf diesen Gedanken kommen in Folge von Henke's Bemerkung, die Ablösung sei ohne diese Vorneigung gar nicht möglich. Einem Forscher wie Weber hätte sie unmöglich entgehen können. Aber sie fand in seinem Versuche überhaupt nicht statt. Man betrachte Weber's Figur;¹⁾ sie zeigt deutlich, dass die eiserne Zug-

1) Wagner's Handwörterbuch Bd. 3 Abth. 2 S. 89.

stange, an welcher der Belastungshebel hing, in der Gegend der Capitulumaxe an diesen angriff; sie selbst war an einem Gürtel offenbar an der Bauchseite der Versuchsperson befestigt; am Bauche also, etwa vertical über den Capitula, hing die colossale Last von 368 Kilo, während das Körpergewicht nur 63,7 Kilo betrug. Der Schwerpunkt lag also im Versuch schon von selbst etwa in der Capitularebene, und eine Vorneigung fand nicht statt. Trotzdem ist, wie sich aus dem oben Gesagten ergibt, Henke's Rechnung, resp. seine Correctur des Weber'schen Berechnungsfehlers, völlig richtig.

Ewald's Meinung, welche den Grund des Weber'schen Rechenfehlers in der Auffassung des Fusses als einarmiger Hebel erblickt, ist schon von Fischer und von mir widerlegt worden. Ewald ist seitdem nochmals auf seine Auffassung zurückgekommen,¹⁾ aber er hat nichts weiter zeigen können, als dass man, wenn man will, den Fuss beim Ablösungsversuch als zweiarmigen Hebel betrachten kann. Zwischen ein- und zweiarmigen Hebeln besteht überhaupt keine principielle Differenz. Den gewöhnlichen stählernen Nussknacker wird jeder geneigt sein als einarmigen Hebel aufzufassen. Wenn aber die Nuss von massivem Stahl wäre, so würde eine hinreichende Kraft, statt sie zu zerdrücken, das Gelenk zersprengen; das Instrument hätte dann als zweiarmiger Hebel gewirkt und bleibt doch stets dasselbe. Am natürlichsten ist es immer, den relativ am wenigsten verschobenen Theil des Hebels als Axe zu betrachten, und dann hat der Fuss beim Ablösen der Ferse seine Axe in den Capitula und wirkt als einarmiger Hebel; die Kräfte müssen nur richtig berechnet werden.

Schliesslich gibt mir noch eine Bemerkung in einem Referat über meine Arbeit²⁾ zu einer Richtigstellung Anlass. Es wird dort gegenüber meiner Behauptung, dass die Ferse nur abgelöst werden kann, wenn entweder die Schwerlinie in die Capitulumaxe fällt oder eine Rückenstütze vorhanden ist, auf schleudernde Erhebungen hingewiesen. Die dabei vertheidigte Bemerkung Ewald's bezog sich durchaus nicht auf solche, d. h. auf Erhebungen für sehr kurze Zeit, sondern auf Erhebungen um einen sehr kleinen Betrag. Schleudernde Erhebungen hatte ich selber ausdrücklich (S. 605 und 606 meiner Arbeit) als möglich hingestellt, aber mit Recht aus der

1) Dieses Archiv Bd. 64 S. 53.

2) Centralblatt f. Physiologie Bd. 10 S. 96.

Betrachtung ausgeschlossen, weil es sich in unserm Falle nur um die Feststellung der für ein Gleichgewicht nöthigen Spannungen handelte. Jeder Sprung zeigt, dass der Körper durch eigene Kräfte sich für kurze Zeit in der Luft erheben kann. Man kann sich sogar, wie mir zuerst Herr College Wiechert gezeigt hat, sammt dem Stuhle auf welchem man sitzt, in die Höhe schleudern, ohne den Boden mit dem Körper überhaupt zu berühren. Man fasst hierzu mit beiden Händen das Sitzbrett (der Stuhl muss möglichst leicht sein, z. B. aus gebogenem Rohr), zieht die Füsse etwas in die Höhe, und macht hierauf eine schnellende Bewegung; der Stuhl verlässt dann mit allen vier Füßen auf kurze Zeit den Boden.

2. Weitere Versuche, die Kraft der Wadenmuskeln zu bestimmen.

Die Versuche, welche ich am Schluss meiner früheren Mittheilung in Aussicht genommen hatte, sind zunächst von Herrn cand. med. C. Hein ausgeführt worden. Ihr Plan war folgender. Wenn der Fuss nach vorn verlängert würde, ohne die Lage der Fussgelenkaxe und des Angriffspunktes der Achillessehne zu ändern, so würde offenbar die Ablösung der Ferse, auch ohne Belastung des Körpers, immer schwerer und schliesslich unmöglich werden. Hiervon ausgehend liess ich von den hiesigen Mechanikern Heldt & Wien folgenden einfachen Apparat anfertigen.

Auf einem starken Bodenbrett von 92 cm Länge und 36 cm Breite war ein starkes queres Axenlager und eine eiserne Stütze, beide von etwa 15 cm Höhe, befestigt. Ein aus zwei parallelen T-Eisen von 81,5 cm Länge und 15 cm Abstand hergestellter Rahmen war um die Axe des erwähnten Lagers drehbar und lag mit seinem anderen (hinteren) Ende auf der Stütze auf, welche ein starkes Gummipolster hatte. Der Rahmen lag also horizontal, etwa 15 cm über dem Grundbrett. Es war aber so eingerichtet, dass der Eingriff der Axe von 2 zu 2 cm in einer Gesamtstrecke von 22 cm verlegt werden konnte. Das hintere Ende des Rahmens trug eine aufgenietete trapezförmige Eisenplatte, auf welcher zwei mit starken Holzsohlen versehene Lederschuhe festgeschraubt waren, in der normalen nach vorn divergirenden Stellung. Wenn in diesen Schuhen eine Person steht, an deren Füßen und Unterschenkeln dieselben mit Lederriemen solide befestigt sind, so stellt der Rahmen eine Verlängerung der Füsse dar, welche sich zur Ablösung von der Unterlage, statt um die Capitulumaxe,

um die eiserne Rahmenaxe drehen muss. Das dabei in Betracht kommende Moment des Rahmens selbst wurde für alle vorkommenden Axenlagen durch besondere Versuche ermittelt.

Da in diesen Versuchen eine Vorneigung des Schwerpunkts der Versuchsperson bis über die Drehaxe nicht möglich ist, so bedurfte die Person einer Rückenstütze, um die Ablösung zu ermöglichen. Diese wurde dadurch gewonnen, dass das Grundbrett auf der Schwelle einer Thüröffnung angebracht wurde, gegen deren einen Pfosten die Person mittels einer besonderen Vorrichtung lehnte. Diese bestand in einem der Rückenwölbung sich anschliessenden Kreuz aus Blechschienen, welches eine horizontale drehbare Holz- welle trug und mit Schulterriemen am Körper befestigt war. Die Holz- welle lag dem Pfosten an, und so konnte der Körper leicht sich an demselben auf- und abbewegen. Das Grundbrett lag so, dass die Versuchsperson bei normalem Aufrechtstehen grade mit der Rolle den Pfosten berührte. Wurde die Axe um eine bestimmte Länge am Rahmen nach vorn geschoben, so wurde auch das Grundbrett um ebensoviel verschoben, sodass die Stellung der Person gegen den Pfosten stets dieselbe blieb.

Die Ablösung des Rahmens von seiner Unterlage durch An- strengung der Wadenmuskeln gelang bis zu einer gewissen Axen- lage gut; wurde aber die Axe noch weiter nach vorn geschoben, so reichte die Befestigung des Fusses im Schuhe trotz aller auf diesen Punkt verwendeten Bemühungen nicht aus. Die Ferse hob sich ein wenig von der Schuhsohle, ehe der Angriff auf den Rahmen er- folgte, und obwohl die Ablösung des letzteren auch jetzt noch gelang, war der Versuch offenbar zu exacten Versuchen nicht brauchbar.

Der Versuchsplan wurde nun aufgegeben, und zu dem Weber'schen Verfahren zurückgekehrt, in der Absicht, dasselbe so umzugestalten, dass durch eine Rückenstütze die Vorneigung des Körpers unnöthig und dadurch die principiell richtigste Anordnung (s. oben) hergestellt wird. Die Versuchsperson stand auf einem starken, zwischen den Füßen durchbohrten Schemel, mit dem Rücken wieder mittels der oben beschriebenen Stützwalze gegen den Thürpfosten gestützt. Der bisher benutzte Rahmen diente als Belastungshebel, indem das Axen- gestell auf der Thürschwelle festgeschraubt war. Die Versuchsperson trug einen Feuerwehrgürtel, dessen Eisenbügel auf der Bauchseite sich befand. An letzterem hing eine starke Kette, welche durch die

Oeffnung des Schemels senkrecht hindurchging und in ein Querstück des Belastungsrahmens nahe der Axe eingehakt war. Die Belastung erfolgte durch Aufsetzen von Gewichten auf die trapezförmige Eisenplatte des Rahmens (wie unten sub 3). Der Rahmen hing schwebend an dem Gürtel.

Bei diesen Versuchen zeigte sich eine eigenthümliche Schwierigkeit. Wurde nämlich die Belastung bis an die Grenze gesteigert, bei welcher noch Ablösung der Fersen möglich war, so bemerkte man, dass diese Ablösung nur durch einen gewissen Grad von Flexion im Hüft- und Kniegelenk erzwungen wurde, ohne dass der Rumpf dabei überhaupt auch nur um ein Minimum sich hob. Wie dies möglich ist, versteht man leicht. Der Körper bildet nach Ablösung der Fersen ein in Fuss-, Knie- und Hüftgelenk durch Muskeln festgestelltes Hebelsystem, das in der Capitularaxe und durch die Rückenlehne gestützt ist. Nun ist zwar die zur Absteifung des Fussgelenks hierbei erforderliche Wadenmuskelspannung leicht zu berechnen und annähernd dieselbe wie bei freier aufrechter Haltung; der Versuch wird also durch den angeführten Umstand eigentlich nicht vereitelt. Die sich erhebenden Grenzwerte der Spannung zeigten sich aber evident zu niedrig, und dies ist sicherlich dem Umstande zuzuschreiben, dass zugleich Absteifung im Knie- und Hüftgelenk stattfindet, also eine starke Anstrengung sehr zahlreicher Muskelgruppen erforderlich wird, bei allen bis nahe an die äusserste Grenze gehend. Man darf aber sicher annehmen, dass, je mehr Muskeln gleichzeitig angestrengt werden, um so weniger die einzelnen es zur höchsten möglichen Leistung bringen werden.

Wir gaben daher auch diese Versuche auf und wählten schliesslich ein in jeder Hinsicht möglichst einfaches Verfahren, dessen Princip es ist, überhaupt keine anderen Muskeln als die Wadenmuskeln eines einzigen Beines anzustrengen.

3. Ablösungsversuche ohne Hebung des Gesamtkörpers.

Diese letzte Methode, welche ich Herrn Dr. Th. Siebert zur Ausführung überwies, und welche derselbe mit Unterstützung durch den Institutsassistenten Herrn Dr. O. Weiss ausgeführt hat, bestand darin, die angegebenen Fehlerquellen dadurch zu vermeiden, dass nur die eine Ferse abzulösen war, der Fuss aber in geeigneter Weise belastet wurde. Nachdem sich durch Vorversuche heraus-

gestellt hatte, dass die erforderliche Belastung am Fusse selbst nicht angebracht werden konnte, wurde das Knie in folgender Weise belastet. Die Versuchsperson sass auf einem Stuhle mit rechtwinklig flectirtem Knie. Der Fuss ruhte auf dem Boden, und zwar war der Unterschenkel durch den oben beschriebenen drehbaren eisernen Rahmen durchgestellt, welcher jetzt als blosser Belastungshebel diente, indem Gewichte auf die trapezförmige Platte aufgesetzt wurden. Der Rahmen war mittels einer starken eisernen Kette am Knie aufgehängt; hierzu hatte der Oberschenkel dicht am Knie eine dicke Polsterung, über welche die Mitte der Kette einfach hinübergelegt wurde. Die beiden Schenkel der Kette griffen an zwei einander gegenüberliegenden Stellen der Seitenschien des Rahmens an. Die Axe wurde diesen Befestigungstellen möglichst nahe angebracht, die Entfernung betrug 17,0 cm. Das Moment des unbelasteten Hebels in Bezug auf die Angriffslinie der Kette war bei der gewählten Axenlage 8,25 Kilo.

Im Ablösungsversuche wurde die Stelle jedes auf die Eisenplatte aufgesetzten Gewichtes durch Umziehen mit Kreide markirt und der Mittelpunkt dieser Kreise als Angriffspunkt der betreffenden Gewichte betrachtet. In einem dieser Ablösungsversuche wurde die Grenze der Ablösbarkeit bei folgenden gleichzeitig aufgesetzten Gewichten erreicht:

42,5	Kilo	im	Abstand	60,5	cm	von	der	Axe,
12,5	"	"	"	48,7	"	"	"	"
10,0	"	"	"	51,0	"	"	"	"
2,0	"	"	"	42,5	"	"	"	"

Das Gesamtmoment des belasteten Hebels in Bezug auf die Kette war also

$$\frac{42,5 \cdot 60,5 + 12,5 \cdot 48,7 + 10 \cdot 51 + 2 \cdot 42,5}{17} + 8,25 = 230,31 \text{ Kilo,}$$

wozu noch das Gewicht der Kette = 1,09 Kilo zu addiren ist; also hingen am Knie 231,40 Kilo. Das Moment dieser Last in Bezug auf das Fussgelenk ist jedoch nicht voll zu nehmen, da dieselbe nicht auf die Kniegelenkaxe, sondern 2 cm hinter derselben angriff, während der Abstand zwischen Knie- und Hüftaxe $45\frac{1}{2}$ cm betrug; mit anderen Worten: der Hebelarm der Kraft am Oberschenkel betrug 45,5, derjenige der Last nur 43,5 cm, das Moment der Last in Bezug auf Knie oder Fussgelenk betrug also

$$\frac{435 \cdot 231,4}{445} = 226,2 \text{ Kilo.}$$

Zu diesem Moment ist nun noch hinzuzufügen das Gewicht des ganzen Beines, da dasselbe mit Ausnahme eines verschwindenden Fussantheiles mit gehoben werden muss; dasselbe kann zu etwa $12\frac{1}{2}$ Kilo veranschlagt werden; die Ungenauigkeit dieser Annahme kommt für das Gesamtergebnis wenig in Betracht. Die Ablösung wurde also unmöglich, wenn die Fussgelenkaxe belastet war mit

238,7 Kilo.

Um die Spannung der Wadenmuskeln zu finden, hat man nun bekanntlich diese Grösse zu multipliciren mit dem Verhältniss der Abstände der Capitulumaxe und der Insertion der Achillessehne von der Fussgelenkaxe, d. h. mit 3, so dass also die Spannung oder absolute Kraft der Wadenmuskeln eines Beines sich ergab zu

716,1 Kilo.

Dieser Kraftwerth ist indess mit dem, allerdings geringen Fehler behaftet, dass der Gastrocnemius nicht bei natürlicher Länge, sondern ein wenig verkürzt im Spiele ist, weil das Knie flectirt ist; nach dem bekannten, schon oben erwähnten Princip von Schwann ist hierdurch die Kraft vermindert. Indessen beträgt der physiologische Querschnitt des Gastrocnemius nur etwa ein Drittel des Gesamtquerschnitts der Wadenmuskulatur (s. unten); der Soleus aber ist durch die Kniebeugung nicht verkürzt. Die Kraft der Wadenmuskulatur wird also kaum erheblich über 716 Kilo betragen haben, welche jedenfalls für die Versuchsperson (einen wohlgenährten, grossen, jugendlich kräftigen Mann) eine untere Grenze des Kraftwerthes darstellen.

Um diesen Werth auf die Querschnittseinheit zu reduciren, wurde aus den disponibeln Leichen des hiesigen anatomischen Instituts diejenige ausgesucht, welche in den Hauptdimensionen des Unterschenkels (Länge und Umfang in verschiedenen Höhen) der Versuchsperson am nächsten kam. Zur Bestimmung des physiologischen Querschnittes der Muskulatur diente ein anderes als das Weber'sche Verfahren. Die ganze Wadenmuskulatur der Leiche wurde in Bündel von möglichst paralleler Faserrichtung zerlegt und jedes solche Bündel an seiner dicksten Stelle quer durchschnitten. Alle so erhaltenen Querschnitte wurden zunächst auf weissem Papier abgedruckt, die erhaltenen Figuren auf Coordinaten-Papier (Millimeter) übertragen und die bedeckten Quadrate ausgezählt oder die Fläche durch Wägung bestimmt; der physiologische Querschnitt ergab sich

für den Soleus	zu 74,01 qcm,
" " Gastrocnemius "	38,91 "
" " Plantaris "	1,78 "
in Summa zu 114,70 qcm.	

Als unterer Grenzwert der Kraft pro qcm ergab sich also

$$\frac{716,1}{114,7} = 6,24 \text{ Kilo.}$$

Dieses Ergebniss ist wesentlich niedriger als dasjenige von Henke & Knorr und von Koster, obwohl es an einer kräftigen Person gewonnen ist. Der Grund wird jedenfalls zum Theil in dem schon angeführten Umstande liegen, dass die Spannung für einen Theil der Musculatur bei etwas geringerer als der Ruhelänge gewonnen ist. Aber in diesem Umstande könnte andererseits auch gerade eine grössere Annäherung an den wahren Werth begründet sein, weil bei gestrecktem Knie die Wadenmuskeln schon etwas über ihre natürliche Länge gedehnt sind.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)

Die Kohlensäure als Athmungsreiz.

Von

A. Kroppeit, cand. med.

Auf Anregung und mit freundlicher Unterstützung des Herrn Geheimrath Professor Dr. Hermann habe ich im Wintersemester 1897/98 im physiologischen Institut zu Königsberg Versuche über die Kohlensäure als Athmungsreiz angestellt. Den Anlass zu diesen Versuchen gab eine Arbeit von Benedicenti¹⁾ aus dem Rosenthal'schen Laboratorium, welche sich bemüht, der Kohlensäure die zuerst von Traube bewiesene Bedeutung als Athmungsreiz abzusprechen und den Sauerstoffmangel als einzige Ursache der Athmung und der Dyspnoe hinzustellen, im Sinne früherer Behauptungen Rosenthal's.

Benedicenti bezeichnet die Wirkung der Kohlensäure als narcotisch. In der That kann man ihr neben der Dyspnoe machenden eine Art lähmender Wirkung zuschreiben, welche aber erst bei grossen Dosen auftritt, gleichgültig, ob daneben die Athmungsluft normalen oder verminderten Sauerstoffgehalt hat. Am reinsten sieht man diese lähmende Wirkung am Frosche, welcher der charakteristischen Dyspnoe des Warmblüters überhaupt anscheinend gar nicht fähig ist. Frösche, welche ich in 20- bis 50-procentige Kohlensäuremischungen oder in reine Kohlensäure brachte, zeigten nur depressive Erscheinungen; die Athmung wurde stark verlangsamt und hörte ganz auf, ebenso der Herzschlag; die Reactionen erloschen ebenfalls. An der Luft trat jedesmal bald vollständige Erholung ein. Die lähmende Wirkung der Kohlensäure auf das Herz ist am Frosche bereits von Castell und von Schiffer, diejenige auf die Flimmerbewegung von Kühne durch einwandfreie Versuche festgestellt worden²⁾.

Von dieser Wirkung grosser Concentrationen, welche man, wenn man will, als narcotische bezeichnen mag, ist jedoch die dyspnoemachende, welche schon bei mässigen Mengen und nur bei Warmblütern auftritt, streng zu trennen.

Benedicenti beschränkt sich in seiner Arbeit auf die respira-

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1896 S. 408.

2) Die Literatur s. in Hermann's Lehrbuch der exper. Toxikologie S. 118.

torischen Erscheinungen der Dyspnoe, während es bekanntlich noch eine Reihe anderer dyspnoischer Erscheinungen gibt, welche zur Entscheidung der Frage herangezogen werden können. Meine ersten Versuche bezogen sich ebenfalls nur auf die charakteristischen Veränderungen der Athmung. Während Benedicenti angibt, er habe „Reizwirkungen“ der Kohlensäuregemenge von normalem Sauerstoffgehalt entweder garnicht gesehen oder nur sehr rasch vorübergehend, und dieses Reizstadium mit demjenigen anderer Narcotica für vergleichbar hält, zeigte sich in meinen Versuchen bei Athmung 10- bis 30-procentiger Kohlensäuregemische (natürlich stets mit 20- bis 21-procentigem Sauerstoffgehalt) eine so charakteristische Dyspnoe, dass sie von derjenigen bei Wasserstoffathmung, Kohlenoxydathmung, Zuklemmung der Luftröhre, nicht zu unterscheiden war. Die Kaninchen athmeten mit gutschliessender Gummikappe oder Gad'scher Trachealcantüle. Das Athmungsrohr war weit und kurz, und führte zu zwei mit Kochsalzlösung beschickten Müller'schen Ventilen, von welchen das Inspirationsventil mit einem sehr leicht gehenden Spirometer verbunden war, das die Gasmischung enthielt. Es standen zwei solche Spirometer zur Verfügung, welche durch ein sehr weitgängiges Hahnstück¹⁾ jeden Augenblick mit einander vertauscht werden konnten. Das eine enthielt atmosphärische Luft, das andere das Gemisch von Luft, Kohlensäure und Sauerstoff. Diese Anordnung wurde gewählt, um sicher zu sein, dass nicht etwa mechanische Athmungshindernisse durch Schlauch, Ventile oder Spirometerauftrieb die Dyspnoe verursachten. Dieselbe trat immer nur bei Einschaltung des Kohlensäure-Spirometers ein. Als Characteristicum der Dyspnoe wurde immer nur die Vertiefung der Athmung und die Mitanstrengung accessorischer Muskeln, und nicht die ganz unzuverlässigen Frequenzänderungen betrachtet. Die Kohlensäurezuführungen wurden absichtlich immer nur kurze Zeit unterhalten, um andere, toxische Kohlensäurewirkungen möglichst zu vermeiden. Jeder Unbefangene gewann die Ueberzeugung, dass es sich um genau dieselbe Dyspnoe handelt wie durch Wasserstoffathmung, welche auch zum Vergleich herangezogen wurde. Uns ist übrigens kein „Narcoticum“ bekannt, dessen „Reizstadium“, wie Benedicenti es will, dyspnoeartig oder der Kohlensäurewirkung analog wäre.

In einem Theile der Versuche wurden die beiden Spirometerglocken, nach dem Vorgange Marcet's²⁾, mit leichten Schreibstiften

1) Beschrieben von Berenstein, dieses Archiv Bd. 50 S. 369.

2) *Revue méd. de la Suisse rom.* 1896. S. 601.

versehen, welche auf einem langsam rotirenden Baltzar'schen Cylinder zeichneten. Die Einrichtung war so getroffen, dass beide Glocken auf demselben Cylinder schreiben konnten. Die erhaltenen Curven sind treppenförmig absteigend, und die Höhe der Stufen ein Ausdruck des Athmungsvolumens, also der Tiefe der Athmung. Evident zeigte sich ein mächtig vertiefender Einfluss der Kohlensäure.

Von anderen mit der gewöhnlichen Dyspnoe durch Sauerstoffmangel verbundenen Erscheinungen wurden zu den Untersuchungen herangezogen: die Erhöhung des arteriellen Blutdrucks durch centralen Gefässkrampf, die Pulsverlangsamung durch centrale Vagusreizung, endlich die Erweiterung der Pupille. Zu diesen Versuchen dienten Katzen, Kaninchen und Hunde. Da es sich hier zum Theil nur um Bestätigungen der Angaben von Thiry¹⁾, Traube²⁾, Friedländer und Herter³⁾ u. A. handelt, so kann die Darstellung sehr kurz sein. Die Versuchsanordnung war hier dieselbe wie in den vorigen Versuchen, nur athmeten die Thiere stets durch eine Trachealcantüle; der Verlauf des Blutdrucks in der Carotis und des Herzschlages wurde mittels eines Quecksilbermanometers auf dem rotirenden Cylinder des Kymographions aufgeschrieben, während gleichzeitig ein Jaquet'scher Secundenschreiber die Zeit markirte. Zur Narcose wurde eine Injection von Morphinum muriat. angewandt. Auch hier diente die Athmung von Luft aus dem einen Spirometer zur Prüfung, ob etwa mechanische Athmungshindernisse aus Schlauch, Ventil oder Spirometer störend einwirkten. Bei Einathmung des Gemisches von Luft, Kohlensäure und Sauerstoff trat stets eine Erhöhung des arteriellen Blutdrucks, meistens in Form der Traube'schen Wellen, ein; auch zeigte sich bei nun folgender Athmung von atmosphärischer Luft immer die Erscheinung, dass der Blutdruck zunächst abnahm, um dann bei neu eintretender Dyspnoe wieder zu steigen und jetzt erst zur Norm zurückzukehren. Bestand das Gasgemisch aus 80 % CO₂ und 20 % O, welches, durch Blut geleitet, letzteres noch vollkommen arteriell machte, so trat hier allerdings bald eine depressive Wirkung ein, indem der Blutdruck nach geringer, kurzdauernder Erhöhung schliesslich bis unter die Norm sank und das Herz still stand. Letzteres reagierte auf die CO₂-Athmung immer in der Weise, dass eine Verminderung der Frequenz des Herzschlages,

1) Recueil des travaux de la Société allemande de Paris. 1864.

2) Traube, Gesammelte Beiträge Bd. 1 S. 282—332. 1871.

3) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 2 S. 98. 1897.

meistens mit einer Verstärkung desselben verbunden, eintrat, wenn die Vagi intact waren; nach Durchschneidung der Vagi fiel diese Reaction des Herzens weg. Zum Vergleiche wurde nun die Athmung von reinem Wasserstoff hinzugezogen, und hierbei zeigten sich dieselben Erscheinungen wie bei der CO_2 -Athmung. Endlich wurde noch das Verhalten der Pupille beobachtet und bei einer Athmung von 40% CO_2 bei normalem O-Gehalt regelmässig eine Erweiterung der Pupille bemerkt.

Somit zeigten sich bei der Einathmung von Kohlensäure (bei normalem O-Gehalt) alle Symptome einer wahren Dyspnoe: Vertiefung der Athmung und Mitanstrengung accessorischer Muskeln, Erhöhung des arteriellen Blutdrucks, Pulsverlangsamung durch centrale Vagusreizung und Erweiterung der Pupille, also eine allgemeine Erregung des Kopfmarks. Eine derartige Wirkung besitzt wohl kaum ein Narcoticum, und beschränkt man sich daher auf die Frage, ob die Kohlensäureathmung Dyspnoe erzeuge, so muss sie mit „ja“ beantwortet werden, zu welchem Resultate, wie wir erst nach Abschluss meiner Versuche erfuhren, auch N. Zuntz und A. Loewy¹⁾, ferner Rulot und Cuvelier²⁾ gekommen sind. Athmungsreize sind also Sauerstoffmangel und Kohlensäureüberschuss, und wie ein mässiger Grad von Sauerstoffmangel vertragen wird, so auch mässige Mengen von Kohlensäure bei genügendem Sauerstoff. Zwar ist es nicht die Regel, dass eine Erscheinung zwei primäre Ursachen hat, und diese scheinbare Schwierigkeit hat wohl auch immer wieder die Forscher veranlasst, entweder in dem einen oder anderen Momente, CO_2 -Ueberschuss oder O-Mangel, allein das eigentlich wirksame Agens zu suchen; auf eine denkbare Vereinbarung deutete schon 1870 Hermann³⁾ hin, als durch die Versuche Pflüger's⁴⁾ die Annahme Thiry's, dass Sauerstoffmangel immer mit Kohlensäureanhäufung verbunden sei, widerlegt worden war. Hermann weist an jener Stelle darauf hin, dass immerhin eine einheitliche Ursache, nämlich die Kohlensäure, das wirksame Agens sein könne, falls man annehmen darf, dass die Wirkung der Kohlensäure, etwa wie die des Strychnins, durch den gleichzeitigen Sauerstoffgehalt erheblich beeinflusst wird.

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1897. S. 379.

2) Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique 1897. S. 948—957.

3) Pflüger's Archiv Bd. 3 S. 7, 8.

4) Pflüger's Archiv Bd. 1 S. 61—106.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)

Beiträge zur Kenntniss des galvanischen Wogens.

Von

Emil Merowsky, cand. med.

Mit einem Anhang von **L. Hermann**.

Die im Jahre 1860 von Kühne¹⁾ entdeckte schöne Erscheinung, welche dünne Muskeln bei kräftiger Längsdurchströmung zeigen, wurde von ihm als die Aeusserung betrachtet, in welcher sich die Electrotransfusion am Muskel zeigt, und daher als „Porret'sches Phänomen am Muskel“ bezeichnet. Dieser physikalischen Auffassung des Phänomens stellte namentlich du Bois-Reymond²⁾ Bedenken entgegen, während Jendrassik³⁾ die erstere zu stützen versuchte. Erst Hermann⁴⁻⁶⁾ gelang es, in einer erneuten gründlichen Untersuchung der Erscheinung unwiderlegliche Beweise für deren physiologische Natur zu erbringen. Hermann nannte folgerichtig die Erscheinung nicht mehr „Porret'sches Phänomen“, sondern „galvanisches Muskelwogen“ oder „Kühne'sches Phänomen am Muskel“.

Hermann's Beweise bestehen theils in der fundamentalen Verschiedenheit des Porret'schen Phänomens und des Muskelwogens (in einer neueren Arbeit^{7,8)} hat Hermann wahre Electrotransfusionserscheinungen am Muskel beobachtet), theils in dem mächtigen Einfluss, den Erregbarkeitsgrad, Ermüdung und vor Allem die Temperatur auf die Erscheinung haben. In dieser Richtung weitere Thatsachen zu gewinnen, besonders durch Einwirkung erregbarkeitsändernder Agentien, war die erste Aufgabe, welche mir Herr Geheimrath Hermann stellte, als er mich aufforderte, übergalvanisches Wogen Versuche anzustellen. Ausserdem sollten noch einige andere Fragen, welche zur theoretischen Auffassung der Erscheinung in Beziehung stehen, entschieden werden. Die Versuche sind im Wintersemester 1897/98 ausgeführt.

Als Objecte dienten die wegen ihrer Parallelfaserigkeit besonders zu diesen Versuchen geeigneten Sartorien des Frosches. Die Erregbarkeit des einen wurde zunächst durch Lösungen beeinträchtigt; der zweite wurde stets zur Vergleichung in 0,6 % ige Kochsalzlösung gelegt, welche das Wogen nicht beeinflusst. Zur Prüfung wurden beide so auf einer Korkplatte befestigt, dass der Strom einer Tauchbatterie aus 20 kleinen Chromsäureelementen, welche in beliebiger Zahl verwendet werden konnten, hintereinander durch beide und mit Hilfe eines Stromwenders in beliebiger Richtung durchgeleitet werden konnte. Meist wurden 10 Elemente benutzt.

Einfluss der Kalisalze und des destillirten Wassers.

Ein Muskel wird in eine der physiologischen Kochsalzlösung äquivalente Lösung von 0,765 % Kaliumchlorid gelegt, wobei er vorübergehend in kräftigen Tetanus geräth, und jede halbe Minute zusammen mit dem in 0,6 % NaCl-Lösung befindlichen geprüft. Hierbei stellt sich heraus, dass in dem mit Chlorkalium behandelten Muskel mit der Erregbarkeit auch das Wogen schnell abnimmt und in wenigen Minuten ganz erloschen ist, während das Wogen des zweiten Sartorius nichts an seiner Intensität eingebüsst hat. In Muskeln, welche durch Kalisalze unerregbar geworden sind, kehrt bekanntlich die Erregbarkeit wieder nach Auswaschen des Giftes mit physiologischer Kochsalzlösung. Dem entsprechend genügt es, den nicht mehr wogenden Kaliummuskel etwa zehn Minuten in physiologischer Kochsalzlösung liegen zu lassen, um das galvanische Wogen wieder zum Auftreten zu bringen.

Ganz dasselbe Ergebniss hat die Behandlung mit destillirtem Wasser. Mit der Wasserstarre sind Erregbarkeit und Wogen vernichtet und kehren nach etwa zehn Minuten langer Behandlung mit physiologischer Kochsalzlösung wieder.

Meine Versuche lehren also, dass das galvanische Wogen Hand in Hand geht mit der Aenderung der Erregbarkeit.

Einfluss des Veratrins und der Natronsalze.

Einem Frosch werden 0,4—0,5 ccm einer 1 % igen Veratrinlösung injicirt; sobald sich die charakteristischen Zeichen der Vergiftung zeigen, wird er getödtet und die Sartorien präparirt. Diese

wogen anfangs mit ungemein über die Norm gesteigerter Intensität. Bemerkenswerth aber ist, dass zahlreiche rhythmische Zuckungen auftreten, welche häufig das Wogen zum Aufhören bringen. Der Muskel geht dann mitunter in einen Zustand langanhaltender Verkürzung über, welche weder durch wiederholtes Umlegen des Stromes noch durch vollständiges Oeffnen oder Schliessen der Kette beseitigt wird. Die Contraction löst sich langsam von selbst, worauf das Wogen von Neuem ausbricht, um jedoch bald darauf wieder zu erlöschen und nach einer neuen Zuckung oder nach heftigem Aufschlagen auf den Tisch wieder zum Ausbruch zu kommen. Allmählich wird das Wogen sehr langsam. Die Wellen sind sehr in die Länge gezogen. Befindet sich der Muskel in diesem Zustande der Erschöpfung, so sieht man, dass die noch ablaufenden Wellen stossweise vorgehen. Sie verlieren sich aber schon auf halbem Wege, ehe sie das Kathodenende erreicht haben, bis dann schliesslich ein oder zwei auf einander folgende Wellen über die ersten hinweggehen und bis zur Kathode gelangen, eine Erscheinung, welche ich oft auch an abgekühlten Muskeln beobachtet habe. Bei der Oeffnung der Kette entsteht dann in dem mit Veratrin behandelten Muskel ein dicker Anodenwulst, welcher sich langsam glättet; mitunter sieht man rhythmische Pulsationen an der Anode. Schliesslich hört das Wogen ganz auf. Legt man in diesem Zustande den Muskel in eine 0,6 % ige Kochsalzlösung, so zeigt sich merkwürdiger Weise nach etwa zehn Minuten schönes und gleichmässiges Wogen, welches sich in nichts vom normalen Wogen unterscheidet. Es ist nicht nöthig, den ganzen Frosch mit Veratrin zu vergiften; dasselbe Resultat erhält man auch bei directer Anwendung stark verdünnter Veratrinlösungen auf den Muskel; jedoch ist hier das Stadium der erhöhten Erregbarkeit so schnell vorübergehend, dass es leicht übersehen wird.

Natronsalze wirken bekanntlich derart verändernd auf die contractile Substanz des Muskels ein, dass „sie leichter und schon bei schwächeren Reizen in den Zustand der Erregung geräth, als dieses normaler Weise der Fall ist“. (Biedermann, Elektrophysiologie S. 92.) Was hier für die Erregbarkeit gilt, gilt auch in hohem Grade für das galvanische Wogen. Ich habe einmal gesehen, dass ein einziges Element genügte, um in einem Sartorius, welcher 1—2 Minuten in Natriumcarbonat (0,7 %) lag und dabei lebhaft Pulsationen zeigte, Rieseln hervorzubringen; bei zwei und

drei Elementen trat deutliches Wogen auf, im Gegensatz zu dem anderen Sartorius desselben Frosches, welcher unmittelbar darauf geprüft wurde. Behandelt man eine Hälfte eines Sartorius mit Natriumcarbonat (ca. 0,7 %) oder mit Natriumsulfat (ca. 0,8 %), so wogt diese Hälfte stets früher, und bei stärkeren Strömen stets lebhafter als die andere.

Die Versuche beweisen wohl auf das Eclatanteste, wie innig das galvanische Wogen an die Erregbarkeit des Muskels gebunden ist.

Das galvanische Wogen in Schildkröten- und Fischmuskeln.

Als eine weitere Probe auf die Abhängigkeit der Intensität des Wogens von der Contractilität des Muskels haben wir auch das galvanische Wogen in solchen Muskeln untersucht, welche von Natur aus langsam zucken. Derartige Muskeln besitzt bekanntlich die Schildkröte. Geprüft wurden Muskeln von *Emys lutraria* und *Testudo graeca*; als besonders geeignet zu diesen Versuchen erwiesen sich die langen, parallelfaserigen Retractoren des Halses. Ebenso träge wie die Contraction ist in ihnen das galvanische Wogen. Die Schliessungszuckung geht so langsam vorüber, dass die ganze Substanz von der Kathode nach der Anode zurückweicht, während langsame Wellen in entgegengesetzter Richtung ablaufen. Ein in den Kreis eingeschalteter Froschsartorius wogt unvergleichlich schneller. Versuche, die Schildkrötenmuskeln abzukühlen, führten zu keinem Resultat, da die Muskeln schnell Erregbarkeit und Wogen verloren.

Die kleinen, parallelfaserigen Muskeln der Fischflossen zeigen schnell vorübergehendes Wogen.

Es sei an dieser Stelle auch noch erwähnt, dass die glatte Musculatur wiederum vergebens auf galvanisches Wogen untersucht wurde.

Bestimmung derjenigen Spannung, welche gerade das Wogen normaler und erwärmter Muskeln verhindert.

Zu diesen Versuchen diente die Vorrichtung, welche Herr Prof. Hermann für seine Untersuchung über den Einfluss der Temperatur auf das galvanische Wogen benutzt, und welche er in seiner ersten Abhandlung⁴⁾ beschrieben hat. Sie gestattet, den freischwebenden Muskel in temperirtes Oel zu versenken und ihn durch

abgewogene, kleine Bleikugeln, welche am oberen Muskelende mittels zweier Röllchen ziehen, beliebig zu spannen. Zur Zuleitung des Stromes dienen Lamettafäden. Bei diesen Versuchen stellte sich, wie zu erwarten war, heraus, dass bei Anwendung stärkerer Ströme auch grössere Gewichte nöthig waren, um das Wogen gerade zu verhindern. Das Mittel aus mehreren Versuchen ergab, dass bei

6,	10,	20 Elementen
12,	35,	45 g

dazu erforderlich waren. Jedoch zeigte sich, dass das Wogen in erwärmten Muskeln, trotzdem es in ihnen geradeso wie bei Anwendung stärkerer Ströme lebhafter ist, schon durch geringere Spannungen aufgehoben wurde. Hier ergaben die Versuche:

Tempera- tur	1. Vers.	2. Vers.	3. Vers.	4. Vers.	5. Vers.	6. Vers.
	g	g	g	g	g	g
10°	—	26,1	—	—	—	—
13°	17,8	—	—	—	—	22,6
17°	—	15,3	49,3	13,2	—	—
20°	17,1	—	47,2	—	20,7	23,4
23°	—	—	—	9,9	—	—
30°	7,8	14,5	39,4	—	12	7,8
35°	—	12	24,2	6,7	—	—
38°	—	3,7	8	—	—	—

Dieses merkwürdige Verhalten erwärmter Muskeln steht vielleicht im Zusammenhange mit ihrer grossen Erschöpfbarkeit. In einem umgekehrten Versuch wuchs der Spannungsgrad, wenn der Muskel zuerst erwärmt und dann abgekühlt wurde.

Einfluss des Nervensystems, elektrischer und mechanischer Reize auf das galvanische Wogen, und Beziehung der Durchströmung zur Fortpflanzungsfähigkeit.

Ein Nerveneinfluss auf das galvanische Wogen existirt nicht. Die Sartorien curarisirter Frösche wogen wie normale. Tetanisiren vom Nerven aus bringt dieselben Erscheinungen hervor, wie allgemeine Reizung mit Inductionsströmen, d. h. der Erfolg hängt, wie Hermann zuerst beobachtet hat, lediglich von der Aenderung des Spannungszustandes des Muskels durch den Inductionsstrom ab. Ist der wogende Muskel auf Kork befestigt und nur mässig gespannt, so wird er durch das Tetanisiren vom Nerven aus zu starker Ver-

kürzung und Querrunzelung seiner Fasern gebracht, so dass das Wogen aufhört. An sehr stark gespannten und deshalb nicht wogenden Sartorien sieht man mitunter, dass bei starkem Tetanisiren Verkürzungen nur in einzelnen Partieen entstehen, in welchen dann auch schwaches Wogen auftritt. Diese Thatsachen beweisen, wie Hermann hervorhebt, wie sehr das galvanische Wogen an Faserkrümmungen gebunden ist. Nach längerem Tetanisiren ist das Wogen stets geschwächt, deshalb nämlich, weil die Muskelsubstanz durch den andauernden tetanischen Reiz ermüdet ist, denn man sieht, dass das Wogen nach längerer Ruhe wieder an Intensität zunimmt.

Die von Hermann gefundene Thatsache, dass locale Reize, welche an einem wogenden Muskel angebracht werden, das Wogen ausnahmslos nach der Kathode hin verstärken resp. wieder auffrischen, regte die Frage an, ob vielleicht überhaupt jeder an einem kräftig längsdurchströmten Muskel angebrachte Reiz sich nur in einer Richtung, nämlich nach der Kathode hin, fortpflanze. Für den Nerven scheint zwar die analoge Frage durch die bekannten Elektrotonusversuche mit suprapolarer Reizung bereits verneint, jedoch nur für schwache Ströme, da bekanntlich starke Ströme die Erregung überhaupt nicht durchlassen. Für den Muskel will v. Regécy⁹⁾ auch für Ströme, welche Wogen bewirken, doppelsinnige Leitung nachgewiesen haben. Bei der sonstigen Beschaffenheit der betr. Arbeit dieses Autors schien eine Nachprüfung dieser Angabe wünschenswerth. Die Versuche wurden folgendermassen angestellt: Ein Sartorius wird horizontal zwischen zwei feinen Häkchen, welche zur Zuleitung des Stromes dienen, befestigt. Von den Häkchen führen Fäden über Röllchen zu Marey'schen Aufnahmekapseln, welche mit Schreibkapseln durch Gummischläuche in Verbindung stehen. In der Mitte ist der Muskel mit zwei Platinnadeln befestigt, welche mit einem du Bois'schen Schlittenapparat verbunden sind und als Reizelektroden dienen. Die Versuche wurden so angestellt, dass sowohl die Stärke des Längs- wie die des Reizstromes beliebig variirt wurde. Das Ergebniss dieser Versuche ist in der That, dass ein längsdurchströmter Muskel — bei Anwendung starker wie schwacher Ströme — sowohl starke und schwache tetanische Erregungen wie einzelne Inductionsreize gleich gut nach beiden Seiten fortleitet wie ein gewöhnlicher.

Gleichzeitig zeigte sich bei diesen Versuchen, dass an der Reizstelle vorhandenes Wogen verstärkt und erloschenes wieder zum

Ausbruch gebracht wird, und zwar nur von der Reizstelle nach der Kathode. v. Regéczy hat den Erfolg dieses schon von Hermann angestellten Versuchs geleugnet. Ebenso hat er den analogen, höchst evidenten Einfluss mechanischer Reize auf das galvanische Wogen in Abrede gestellt. Ich bemerke beiläufig, dass ich auch diese Versuche wiederholt und stets dasselbe Resultat, wie Hermann, erhalten habe, nämlich, dass auch mechanische Reize vorhandenes Wogen frischer und ermüdeter Muskeln verstärken und erloschenes Wogen wieder zum Ausbruch bringen, und zwar wieder nur von der Reizstelle nach der Kathode hin. Auch in frischen, aber stark gespannten und deshalb nicht wogenden Muskeln sieht man, wie ebenfalls bereits Hermann erwähnt, bei mechanischer Reizung durch Auflegen eines meisselförmigen Holzstäbchens von der getroffenen Stelle aus in voller Breite des Muskels langsame Wellen nach der Kathode ablaufen.

Längsdurchströmung mit gleichzeitiger Querdurchströmung.

Auf Veranlassung von Herrn Prof. Hermann habe ich Versuche mit Querdurchströmung einer beschränkten Stelle eines wogenden Muskels angestellt. Da sich herausstellte, dass schon die angelegten Querelektroden, sowohl metallische, wie solche aus mit Kochsalzlösung getränkten Papierbäuschen, eine gute Nebenleitung für den Längsstrom bildeten, wurden Papierbäusche genommen, welche mit verdünntem Alkohol getränkt waren. Es ergibt sich aus diesen Versuchen, dass das galvanische Wogen an der querdurchströmten Stelle stets geschwächt, mitunter ganz aufgehoben ist. Dass nicht etwa doch Nebenschliessung durch die Elektroden die Ursache ist, geht daraus hervor, dass das Wogen stets in seiner früheren Stärke wiederkehrt, wenn der Querstrom nicht geöffnet, sondern durch eine Nebenschliessung abgeblendet wird, so dass die Verhältnisse der seitlichen Ableitung nicht geändert werden.

Zum Schluss spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Hermann, meinen aufrichtigen Dank für die unermüdliche Liebenswürdigkeit aus, mit welcher er diese Arbeit leitete. Auch danke ich Herrn Dr. O. Weiss, welcher mir, wo es nöthig war, in freundlicher Weise mit seinem Rathe zur Seite stand.

L i t e r a t u r.

- 1) Kühne, Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1860. S. 542.
- 2) du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen Bd. 1 S. 126.
- 3) Jendrassik, du Bois-Reymond's Archiv 1879. S. 300.
- 4) Hermann, Pflüger's Archiv Bd. 39 S. 603. 1886.
- 5) " " " Bd. 45 S. 593. 1889.
- 6) " " " Bd. 47 S. 147. 1890.
- 7) " " " Bd. 67 S. 240. 1897.
- 8) " " " Bd. 70 S. 513. 1898.
- 9) v. Regéczy, Pflüger's Archiv Bd. 45 S. 219. 1889.

A n h a n g.

Zur Theorie des galvanischen Wogens.

Von

L. Hermann.

Die von Herrn Merowsky gefundenen Thatsachen bestätigen auf das Vollkommenste, dass das galvanische Wogen eine Contractilitäterscheinung ist, deren Auftreten in erster Linie von der Erregbarkeit und Verkürzungsfähigkeit des Muskels abhängt. Mit Electrotransfusion hat diese Erscheinung nichts zu thun.

Als das Wesentliche der Erscheinung habe ich schon in meiner ersten Arbeit über dieselbe das Ablaufen von localen Verdickungen und Verkürzungen bezeichnet, welche den idiomusculären Wülsten vollkommen vergleichbar sind. Der Ablauf erfolgt stets in der Richtung des Stromes, und zwar mit verschiedenen, aber stets sehr geringen Geschwindigkeiten, welche bis auf $\frac{1}{1000}$ der normalen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswellen herabgehen können. Bedingungen für das Auftreten der Erscheinungen sind nach meinen Versuchen: 1. Erregbarkeit des Muskels, welcher ein quergestreifter sein muss, daher auch eine Temperatur innerhalb der Contractilitätsgrenzen; 2. longitudinale Durchströmung von hoher Dichte; nach der von mir später eingeführten Bezeichnungsweise *) würde die untere

*) Dieses Archiv Bd. 57 S. 394. 1894.

Dichtengrenze etwa bei 40–60 δ liegen, während 0,08 δ schon zur Erregung von Schliessungszuckungen genügen; 3. nicht zu straffe Streckung der Fasern (von Jendrassik gefunden); daher wogt die Wadenfläche des Gastrocnemius, deren Fasern durch die Straffheit des Gefüges stets gestreckt sind, selbst bei enormen Dichten kaum jemals deutlich.

Dass die in der Stromrichtung ablaufenden Wülste nicht etwa von der Stromeintrittsstelle ausgehen, sondern an beliebigen Stellen des Verlaufes entstehen, lässt sich leicht zeigen. Im Augenblick der Schliessung wogt schon jeder Theil des Muskels; bei der enorm langsamen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wülste können dieselben daher nicht von der Anode hergeleitet sein.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das galvanische Wogen sich irgendwie aus dem polaren Erregungsgesetze ableiten wird; jede Erklärung wird ferner zu berücksichtigen haben, dass die für das Wogen nöthigen starken Ströme eine Misshandlung des Muskels darstellen, welche ihn in der That sehr schnell zu Grunde richtet. Ferner ist zu erwägen, dass die Wanderungsgeschwindigkeit der Wülste so enorm tief unter der normalen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswellen liegt, dass es unmöglich erscheint, jene Wanderung als eine Art Erregungsleitung aufzufassen, zumal man sich leicht überzeugt, dass die Wogen bewirkenden Ströme bei der Schliessung und meist auch bei der Oeffnung normal verlaufende, von der Kathode, resp. Anode ausgehende Schwankungszuckung bewirken. Damit fällt denn auch die Aufgabe weg, zu erklären, warum das normal doppelsinnige Leitungsvermögen hier nur einseitig ist; dass nicht etwa der Strom einen solchen Einfluss auf das Leitungsvermögen ausübt, geht aus den oben S. 447 und 448 erörterten Versuchen hervor.

Eine ungezwungene und hypothesenfreie Erklärung des galvanischen Wogens, welche alles Gesagte berücksichtigt, würde etwa folgende sein, welche an Gedanken anknüpft, die schon in meiner ersten Arbeit ausgesprochen sind.

Da die Wülste promiscue fortwährend an den verschiedensten Stellen der Fasern beginnen, so müssten nach dem polaren Erregungsgesetz an den verschiedensten Stellen gelegentlich Faser-Kathoden auftreten können. Der Umstand, dass straffe Spannung das Wogen hindert, weist geradezu darauf hin, dass diese Kathodenstellen mit Faserkrümmungen zusammenhängen. Die geradlinigen Strömungs-

curven wirken, wie man leicht durch ein Schema findet, auf jede Krümmung, d. h. jeden Faserantheil, der mit den Strömungslinien einen Winkel bildet, wie eine schräge Durchströmung; eine solche aber wirkt auf den betroffenen Faserantheil stets so, dass derselbe am Kathodenende eine freie Kathode, am Anodenende eine freie Anode empfängt und dazwischen sich wie quer durchströmt verhält. Da jede freie Kathode durch ihr Entstehen erregt, ferner die Ströme enorm stark, der Muskel also in abnormer Situation ist, so folgt ganz von selbst, dass zunächst im Momente der Schliessung multiple Erregungsstellen da sind, und dass jede derselben, etwa wie mechanische Reizung eines absterbenden Muskels, einen localen Wulst hervorruft *). Jeder dieser Wülste wird aber weiter, wie man ebenfalls leicht an einem Schema erkennen kann, durch die geraden Strömungslinien zur Hälfte kathodisch, zur anderen Hälfte anodisch afficirt. Die erstere Hälfte unterliegt also neuer Erregung, und so muss die wulstartige Erregung in der Richtung des Stromes vorrücken. Ausserdem aber werden die Wulstbildungen einer Faser sehr leicht Verbiegungen anliegender Fasern, also in diesen neue Erregungen und Wulstbildungen zur Folge haben können.

Der oben S. 448 besprochene Versuch mit gleichzeitiger Querdurchströmung ist von dem Gedanken eingegeben, dass, wenn diese Erklärung des Wogens richtig ist, jede Querpolarisation einer Muskelstrecke dem Wogephänomen in derselben ungünstig sein muss, da zwar Ströme sich ungestört superponiren, nicht aber Polarisationen. Das Resultat entsprach in der That sehr eclatant den Erwartungen; da es aber möglicher Weise auch anders erklärt werden kann, so kann man nur sagen, dass es mit der aufgestellten Erklärung sich gut vereinbaren lässt.

Schliesslich sei es mir gestattet, an dieser Stelle einen Einwand kurz zu besprechen, welcher vor Kurzem gegen meine Theorie der nervösen und musculären Erregungsleitung erhoben worden ist. Ich habe diese Leitung aus den Actionsströmen zu erklären versucht, welche die unmittelbar angrenzenden Nachbarelemente des erregten Faserinhalts in starken Katelektrotonus, die erregten Elemente selbst aber in starken Anelektrotonus versetzen, erstere also erregen,

*) Man beachte auch, dass, wie Herr Meirowsky gefunden hat, Veratrin das Wogen ausserordentlich begünstigt, entsprechend seiner Eigenschaft die Beharrung der Contraction zu vergrössern.

letztere beruhigen; und habe hierin die Hauptbedeutung sowohl der thierischen Elektrizität wie des polaren Erregungsgesetzes vermuthet*). Engemann, welchem diese Vorstellung sehr bestechend scheint, erhebt gegen dieselbe den Einwand, es würde aus ihr folgen, dass stärkere Actionsströme weiter weg gelegene Theilchen erregen, stärkere Erregungen sich also schneller fortpflanzen, während er die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von der Reizstärke unabhängig findet**). Ohne mich in die zwischen Engemann und Bernstein geführte Controverse einzumischen, ob letzteres Resultat als sicher anzusehen ist, möchte ich nur nachdrücklich hervorheben, dass meine Theorie keineswegs zu dem Schlusse führt, dass stärkere Erregungen schneller sich fortpflanzen müssen. Wenn diese Theorie sich überhaupt durchführen lässt — ein Punkt, für den ich aus mathematischen Gründen alle Vorbehalte gemacht habe***) —, so wird sie auf eine analoge Differentialgleichung führen, wie für die Fortpflanzung von Licht, Schall, Schlauchwellen etc.; in allen diesen Fällen ist die Geschwindigkeit von der Intensität unabhängig. Der stärkere und weiter greifende Reiz wird nur bewirken, dass die vorrückende sog. Erregungswelle (Ausdehnung der gleichzeitig merklich erregten Strecke) länger ist, aber nicht dass sie schneller vorrückt, grade wie bei einem Wasserschlauch ein stärkerer Impuls eine stärkere und längere, aber nicht eine schnellere Welle hervorbringt. Dies gilt ganz allgemein, wenigstens soweit das Princip der Superposition kleinster Wirkungen seine Gültigkeit hat.

*) Vgl. Handbuch der Physiologie Bd. 4 Abth. 2 S. 194, 195; 1879. Ferner dieses Archiv Bd. 35 S. 4; 1884.

**) Dieses Archiv Bd. 66 S. 588. 1897.

***) Vgl. a. a. O. des Handbuchs. Ferner dieses Archiv Bd. 71 S. 294. 1898.

(Aus dem Laboratorium des Professor von Basch.)

Experimentelle Studien über den Reflexmechanismus der Harnblase.

Von

Dr. **Alfons Hanč.**

I.

Wiederholte Untersuchungen, worunter die letzte von Max v. Zeissl¹⁾ haben die Thatsache ergeben, dass durch centrale Reizung sensibler Nerven jener Reflexapparat in Action versetzt wird, welcher die Blasenentleerung veranlasst²⁾.

Den Reflexact selbst hat v. Zeissl beschrieben und nachgewiesen, dass bei Reizung des N. Ischiadicus der gleiche Effect eintritt, wie bei Reizung des N. erigens, d. h. dass bei der reflectorischen Reizung eine Contraction des Detrusor und eine Oeffnung des Sphinkter erfolgt. Zugleich hat er gezeigt, dass der vom Ischiadicus ausgehende Reiz in der That auf der Bahn des N. erigens zur Blase gelangt.

Der vorliegenden Arbeit liegen zwei verschiedene Aufgaben zu Grunde. Es sollen zunächst die motorischen Erscheinungen, welche durch Reizung sensibler Nerven im Bereiche des Blasenapparates auftreten, genauer analysirt und sodann die Aenderungen der Reflexacte studirt werden, welche sich durch Einführung bestimmter Gifte in die Blutbahn ergeben. Behufs einer möglichst genauen Analyse der unter normalen Verhältnissen erfolgenden reflectorischen Erscheinungen mussten vor Allem zwei Versuchsbedingungen eingehalten werden, nämlich eine constante Füllung der Blase und eine Constanz der Reizstärke. Die Constanz der Blasenfüllung erzielten wir in der Weise, dass wir die vorher entleerte Blase vor Beginn der Reizung mit einer bestimmten Menge lauwarmen Wassers anfüllten und nach jedem Versuche genau so viel der genannten Flüssigkeit in die Blase

1) Ueber Innervation der Blase von Max v. Zeissl. Pflüger's Archiv Bd. 53, 1893, und Bd. 55, 1894.

2) Die von Rehfisch über das vorliegende Thema jüngst erschienene Publication blieb unberücksichtigt, weil zur Zeit meine Versuche abgeschlossen waren.

nachfüllten, als während des Versuches abgeflossen war. Da wir immer unter gleichem Rollenabstande des Schlitteninductors, der durch ein Chromsäureelement in Thätigkeit versetzt wurde, die Nervenreizung vornahmen, so konnten wir mit Rücksicht auf den Umstand, dass die gesammte Versuchsdauer nicht mehr als eine Stunde betrug, den Reiz als einen verhältnissmässig constanten betrachten. Die Reizung wurde ausnahmslos an dem frei präparirten, mit einem Reizträger versehenen Ischiadicus einer Seite vorgenommen. Um die Wirkung der quergestreiften Musculatur als auch die Action der Bauchpresse und gleichzeitig etwaige reflectorische Krämpfe auszuschalten, wurden die Thiere curarisirt. Auf diese Weise kam nur jener Theil des Reflexactes zur Beobachtung, der sich auf die Wirkung der beiden die glatte Musculatur der Blase versorgenden Nerven, d. i. der Erigentes und Hypogastrici, bezieht.

Da wir in unseren Versuchen, soweit es sich um den von den Nerven ausgehenden Reiz und um die Blasenfüllung handelte, constante Bedingungen geschaffen hatten, konnten wir die nach Einverleibung von Giften sich ergebenden Aenderungen mit Beruhigung auf die Giftwirkung beziehen. Mit anderen Worten: die Contraction des Detrusor und die Oeffnung des Sphinkter konnten als eine Function aufgefasst werden, deren Aenderung nur von dem durch das jeweils eingebrachte Gift beeinflussten centralen Reflexmechanismus abhängig erschien.

Als Maass für die Wirkung, bezw. Contraction des Detrusor galt uns die Höhe der Drucksteigerung, welche ein mit dem Binnenraum der Blase communicirender Manometer registrirte; als Maass für die Oeffnung des Sphinkter die Menge der während des Versuches aus dem Ureter in den Messapparat einströmenden Flüssigkeit. Den Messapparat selbst zu beschreiben, unterlasse ich, da derselbe bereits von v. Zeissl ausführlich beschrieben ist.

Durch ein genaueres Studium des normalen Reflexactes soll zunächst aufgeklärt werden, in welchem Verhältnisse die beiden vom Reflexe abhängigen mechanischen Erscheinungen, d. i. die Contraction der Blase und die Entleerung derselben, zur Reizung stehen, und ferner soll festgestellt werden, wie sich die beiden mechanischen Vorgänge zu einander verhalten. Die Lösung der ersten Frage, d. i. die Kenntniss der Beziehungen des Reflexactes zu der Reizung, verlangt, dass die Reizstärke während des Versuchs sich gleich bleibe, und dass auch die Blase in constanter Füllung erhalten werde. Den

Reiz betreffend, genügt es aber nicht, dass wir die Stärke desselben durch die Grösse des Rollenabstandes des Schlitteninductors allein bemessen, sondern wir müssen dieselbe auch aus ihrer Wirkung beurtheilen. Diese Wirkung kommt im Versuche in dreifacher Weise zum Ausdruck:

1. in der Höhe der Blutdrucksteigerung, welche dadurch zu Stande kommt, dass mit der Reizung des sensiblen Nerven das vasomotorische Centrum reflectorisch erregt wird.

2. in der Grösse der Detrusorcontraction, welche in der Höhe des manometrisch gemessenen Binnendrucks der Blase zum Ausdruck kommt, und

3. in der Menge des in der Zeiteinheit sich entleerenden Blaseninhalts.

Von diesen drei Erscheinungen, in denen sich die Reizwirkung äussert, ist unbedingt die Blutdrucksteigerung und die Grösse der Detrusorcontraction als ein wirklicher Maassstab für die Grösse des Reizes aufzufassen, denn in ihnen spricht sich die Reizwirkung direct aus. Die Ausflussgeschwindigkeit, bzw. die Menge des in der Zeiteinheit sich entleerenden Blaseninhalts können wir aber nicht ohne Weiteres als eine directe Wirkung des Reizes hinstellen. Denn es muss in Betracht gezogen werden, dass dieselbe von zwei durch den Reiz geschaffenen Bedingungen abhängig ist, und zwar von der Drucksteigerung, welche durch die Contraction des Detrusor erzeugt wird, und von dem jeweiligen Grade der Sphinkteröffnung.

Wäre die Ausflussgeschwindigkeit nur von dem Drucke abhängig, welcher gegebenen Falles in der Blase herrscht, d. i. würde sich der Sphinkter nur in Folge einer bestimmten Drucksteigerung in der Blase öffnen, so wäre dieselbe nur ein Maass für die Stärke der Blasencontraction. Erfolgt aber die Eröffnung des Sphinkter unabhängig von der Contraction des Detrusor, d. i. beruht die Oeffnung des Sphinkter nur auf einem durch Nervenreiz erfolgenden Vorgange, ähnlich jenem, wie er bei Reizung von vasodilatatorischen Nerven (Chorda tympani, erigens) eintritt, so handelt es sich um eine selbstständige Reizwirkung, und es hat dann die Ausflussgeschwindigkeit als ein Maass für die Erweiterung des Sphinkter, demnach aber auch als Maass für die Grösse des Reizes zu gelten.

Wie man sieht, acceptire ich vorläufig die Behauptung von v. Zeissl, dass der Blasensphinkter auf Nervenreizung sich selbstständig öffne, nur als eine Hypothese, deren Werth, soweit es sich

um den Reflexact handelt, einer weiteren Prüfung bedarf. Diese Prüfung kann unter den gegebenen Verhältnissen, wo man die Blasen-
nerven nicht isolirt, sondern in ihrer Gesamtheit reflectorisch reizt,
nur in der Weise vorgenommen werden, dass man einerseits die
Grösse des Blasendrucks mit der Ausflussmenge, andererseits die
Latenzwirkung des Detrusor mit jener des Sphinkter vergleicht.

Um kurz zu wiederholen, müssen also die Verhältnisse zwischen
der Höhe der Blutdrucksteigerung, dann die Beziehungen zwischen
Blasendrucksteigerung und Ausflussmenge und endlich die Verhält-
nisse zwischen den Latenzen der Detrusor- und Sphinkterwirkung
untersucht werden. Das Resultat dieser Untersuchungen ergibt sich
aus den nachfolgenden Tabellen, in welchen ausser den Werthen für
Blutdruck, Blasendruck und Ausflussmenge noch die aus der Berech-
nung gewonnenen Verhältnisszahlen zwischen Blutdruck- und Blasen-
druck, ferner Blasendruck und Ausflussmenge, schliesslich Detrusor-
und Sphinkterlatenz ersichtlich sind.

Bevor ich nun die Ergebnisse dieser Untersuchung bespreche,
schicke ich die bezüglichen Tabellen voraus, deren Zahlen nach den
gegebenen Auseinandersetzungen und durch die Aufschriften ohne
Weiteres verständlich sind. (S. Seite 457.)

Betrachten wir zunächst die in der achten Columne enthaltenen
Zahlen, welche das Verhältniss zwischen der durch Ischiadicusreizung
hervorgerufenen Steigerung des Karotidruckes und der durch die
Detrusorcontraction erzeugten Steigerung des Blasendrucks wieder-
geben, so sehen wir, dass dasselbe, abgesehen von drei Versuchen,
ein ziemlich gleichmässiges ist. In dieser Gleichmässigkeit dürfen
wir wohl den Ausdruck der Thatsache erblicken, dass das Reflex-
centrum für die glatte Musculatur der Gefässe, sowie dasjenige für
die glatte Musculatur der Blase, d. i. für den Detrusor, in annähernd
gleicher Weise durch den Reiz, der von sensiblen Nerven ausging,
in Erregung versetzt wird.

Die kleinen Verschiedenheiten begreifen sich leicht, wenn man
bedenkt, dass in den verschiedenen Versuchen das Verhältniss zwischen
dem Füllungsgrade der Blase und der Gefässfüllung kein vollkommen
gleiches war. Sie könnten aber auch darauf zurückgeführt werden,
dass kleine Unterschiede zwischen der Erregbarkeit des Gefässnerven-
und Detrusorencentrums bestehen. Solche Unterschiede können
möglicher Weise an den grossen Verhältnisszahlen schuld sein, welche
wir an den drei Ausnahmeresultaten beobachtet haben (s. die Ver-
uche 5, 20 und 28).

Tabelle I.

Versuchs- zahl	Rollen- abstand	Latenz		Blasendruck in Hg. Millimeter	Ausfluss- menge in Kubikcentim.	Blutdruck- steigerung in mm Hg.	Verhältniss zwischen Blutdruck u. Blasendruck	Verhältniss zwischen Blasendruck und Ausfluss- menge	Verhältniss zwischen De- trusor und Sphinkter- latenz
		Detrusor	Sphinkter						
1	8	1	2,5	46	9	56	1,2	5,1	2,5
2	8	1	5	33	0,6	70	2,1	55	5
3	8	1,5	5,5	35	2	50	1,4	17,5	3,6
4	8	1	3,8	33	8	60	1,8	4,1	3,8
5	8	1	8,5	15	1	92	7	15	1,06
6	8	1,2	4	38	9	40	1,0	4,2	3,3
7	8	1	4	25	16	40	1,5	1,3	4,0
8	8	3	4	16	9	32	2,0	1,7	1,03
9	8	1	2	28	10	50	1,8	2,8	2
10	8	2	4	22	9	36	1,6	2,4	2
11	8	1,5	6	37	4,5	64	1,7	8,2	4
12	8	4,5	8,5	33	3,8	76	2,3	8,6	2
13	8	4	6,5	45	2	64	1,4	22,5	1,6
14	8	1	2	40	12	110	2,3	3,4	2
15	8	2	6	35	3	60	1,8	11,6	3
16	8	1,5	2,8	60	5,2	120	2	11,2	1,8
17	8	2	4	40	8	90	2,1	5	2
18	8	1,9	2,8	35	10	54	1,5	3,3	1,4
19	8	2	5,5	55	2,5	66	1,2	22	2,7
20	8	4	5	5	4,5	70	14	1,1	1,2
21	8	1,5	2	60	7	64	1,4	8,5	1,3
22	8	1,5	2,8	36	13	54	1,5	2,7	1,8
23	8	—	8	—	1,5	60	—	—	—
24	8	1,8	2,3	35	7	65	1,8	5	1,2
25	8	1	4,5	20	4	46	2,3	5	4,5
26	8	2	4,2	24	14	50	2,1	1,7	2
27	8	2	4	34	14	50	1,4	2,4	2
28	8	1	2	12	1,5	56	4,6	8	1
29	8	2	4,2	28,5	1	64	2,2	28,5	2,1
30	8	1,8	2	43	8	114	2,6	5,3	1,1
31	8	1	1,6	38	8,5	70	1,6	4,4	1,6
32	8	2	4	35	10	56	1,6	3,5	2

[Ueberdies könnte für diese Fälle eine relativ zu geringe Blasenfüllung ein Grund sein, wesshalb der Blutdruck verhältnissmässig viel höher anstieg als der Blasendruck.]

Zu einem ganz anderen Resultate gelangen wir, wenn wir die Verhältnisszahlen der neunten Columnne, welche das Verhältniss der Blasendrucksteigerung zur Ausflussmenge repräsentirt, genauer betrachten.

Das Verhältniss zwischen Blasendruck und Ausflussmenge, welches aus den Zahlen der neunten Columnne ersichtlich ist, ist ein ausserordentlich veränderliches.

Wir begegnen hier einerseits sowohl den hohen Zahlen von 55, 28,5, 22, 17,5, 15 als auch sehr niedrigen Zahlen, die sich nur wenig von der Einheit entfernen. Dieser Umstand zeigt in klarer Weise, dass die Ausflussmenge vollständig unabhängig ist von der Blasendruckhöhe.

Einige Beispiele, die wir der Tabelle entnehmen, sollen diese Thatsache genauer illustriren. In dem zweiten Versuche, wo wir das Verhältniss des Blasendrucks zur Ausflussmenge 55 finden, sehen wir bei einem Blasendruck von 33 kaum 0,6 ccm Flüssigkeit ausströmen. Fassen wir nun zum Vergleich Versuche in's Auge, wo derselbe Blasendruck 33 bestand, so sehen wir, dass beispielsweise im vierten Versuche dem Blasendruck von 33 mm Hg. eine Ausflussmenge von 8 entspricht, d. h. es war in diesem Falle die Ausflussmenge bei gleichem Drucke in der Blase 13 mal grösser als in dem vorgenannten Versuche.

In dem Versuche 12, wo wir gleichfalls einem Blasendrucke von 33 begegnen, betrug die Ausflussmenge 3,8, also 6 mal so viel als im erstangeführten Falle. In einem dritten Falle (Versuch 32) sehen wir bei einem Blasendruck von 35 mm Hg. 10 ccm ausfliessen, also 16 mal so viel als im erstvorgeführten Falle.

Betrachten wir nun jene Versuche, wo der Blasendruck die grösste Steigerung erfahren hat (Versuch 16 und 23 der vorliegenden Tabelle), so sehen wir bei einem Blasendruck von 60 mm Hg. in einem Versuche 5,2, in dem anderen 7 ccm ausfliessen.

Wir finden also im Vergleiche mit den früheren Versuchen, dass einem doppelt so grossen Blasendruck eher kleine Ausflussmengen entsprechen.

Betrachten wir endlich jene Fälle, wo der Blasendruck ein minimaler war, wo also die Ausflussmenge unter der Voraussetzung, dass

dieselbe vom Blasendruck abhängen, gering sein müsste, so finden wir öfter das Gegentheil.

So sehen wir im Versuche 20, dass einem Blasendruck von nur 5 mm Hg. eine Ausflussmenge von 4,5 entspricht, dass in diesem Falle also nahezu ebenso viel ausgeflossen war als im Versuche 8 bei einem 12mal so hohen Blasendruck.

Im 28. Versuche sehen wir bei einem Blasendruck von 12 mm Hg. eine Ausflussmenge von 1,5; aber schon der nächste Versuch 29 lehrt, dass bei einem mehr als doppelt so hohen Blasendruck die Ausflussmenge nur 1,0 betrug. In dem Falle 5 sehen wir ebenfalls bei einem Blasendruck von 15 mm Hg. nur 1 ccm sich entleeren, dagegen bei einem correspondirenden Falle (8), wo die Blasendrucksteigerung nur um 1 mm Hg. mehr betrug, 9mal so viel Flüssigkeit ausströmen.

Aus den Verhältnissen zwischen Blasendruck und Ausflussmenge geht also mit Bestimmtheit hervor, dass die Ausflussmenge vom Blasendruck allein nicht abhängig sein kann. Ist dies aber der Fall, so ergibt sich mit zwingender Nothwendigkeit der Schluss, dass die Ausflussmenge von dem Grade der Erweiterung abhängt, welche der Sphinkter während des Reflexactes erfährt.

Meine Versuche führen also auf anderem Wege als jene von v. Zeissl zu dem Resultat, dass die Contraction des Detrusor nicht die mechanische Ursache der Eröffnung des Sphinkter darstellt, sondern dass jede dieser Erscheinungen in Bezug auf ihre Grösse auf verschiedene Innervationen zurückgeführt werden muss. Anders ausgedrückt: die Detrusorwirkung und die davon abhängige Steigerung des Blasendruckes ist eine Function der den Detrusor verkürzenden, und die Oeffnung des Sphinkter ist eine Function der denselben erweiternden Nervenapparate.

Diese aus experimentellen Thatsachen sich ergebende Vorstellung ist den Praktikern bisher noch nicht geläufig. Diese halten vielmehr noch an der älteren Vorstellung fest, dahin lautend, dass die Blasenentleerung von der Blasencontraction abhängen.

Nach dem neuerlichen Beweise, welche meine Reflexversuche ergeben, muss wohl diese eben erwähnte ältere Vorstellung endgültig als unrichtig bezeichnet werden.

Ein besonderer Werth ist auch darauf zu legen, dass meine Versuche desshalb direct auf die Vorgänge zu beziehen sind, welche bei der normalen Harnentleerung stattfinden, weil ja der Reflexact, um den es sich hier handelt, ohne Weiteres dem Willensacte, der bei der normalen Harnentleerung thätig ist, an die Seite gestellt werden kann.

Ich betone diesen Umstand desshalb, weil man den Versuchen (v. Zeissl), in welchen die *N. erigentes* direct gereizt werden, und welche zu dem gleichen Resultate führen, ihre Beweiskraft mit Rücksicht darauf absprechen kann, dass der elektrische Reiz nicht in gleicher Weise wirke, wie der Willensreiz oder der reflectorische.

Wir wollen nun an der Hand der vorliegenden Tabellen weiter untersuchen, wie sich die Latenzzeiten der Detrusorwirkung, d. i. der Blasencontraction, und jene der Sphinkterwirkung, d. i. der Oeffnung desselben, zu einander verhalten. Diese Untersuchung erscheint auf Grundlage folgender Ueberlegung ebenfalls wichtig für die Entscheidung der Frage, ob die Sphinkteröffnung nur vom Blasendruck abhängt, oder ob sie eine vom Blasendruck unabhängige Function darstelle.

Wäre nämlich die Oeffnung des Sphinkter, wie ich dies schon früher auseinandergesetzt habe, nur vom Blasendruck abhängig, so müsste der Moment, in welchem die Blase sich zu entleeren beginnt, immer zusammenfallen mit jenem, in welchem der Blasendruck zu steigen beginnt, oder mit jenem, in welchem er sein Maximum erreicht hat. Dementsprechend müssten wir, eine constante Blasenfüllung vorausgesetzt, in der Tabelle immer gleichen Verhältnisszahlen begegnen. Die Tabellen lehren aber, dass dem nicht so ist. Denn die Latenzverhältnisse, über welche die Zahlen der letzten Columnne Aufschluss geben, wechseln innerhalb weiter Grenzen.

Man ersieht zunächst aus den Tabellen, dass die Detrusorlatenz, d. i. die Zeit, welche zwischen der reflectorischen Reizung und dem Steigen des Blasendruckes liegt, nicht in allen Fällen gleich ist. In der Regel ist dieselbe eine kleine, sie beträgt ungefähr 1 Sec. Es gibt aber auch Fälle, in denen sie 2—4 mal grösser erscheint. Die Sphinkterlatenz, d. i. die Zeit, welche zwischen der Reizung und dem Ausfliessen verstreicht, ist fast durchwegs eine grössere. Dieses Ueberwiegen der Sphinkterlatenz über die Detrusorlatenz würde sich noch wohl mit der Vorstellung, dass die Sphinkteröffnung von der Detrusorcontraction abhängt, vereinigen lassen. Vergleicht man aber die beiden

Latenzen mit einander, so sieht man, dass sie von einander unabhängig sind, denn ihr Verhältniss schwankt zwischen 1,03 und 5, d. h. die Verspätung des Ausfliessens gegenüber der Blasencontraction ist eine ganz ungleiche. Wir wollen diese Thatsache wieder durch einige Beispiele illustriren. Im zweiten Versuche begegnen wir der Zahl 5 als Sphinkterlatenz; der Detrusor dagegen contrahirte sich schon nach 1 Sec., die Blasenentleerung erfolgte demnach 4 Sec. später, und zwar unter einem Drucke von 33 mm Hg. Vergleichen wir damit Fälle, wo der gleiche Blasendruck stattfand, also Versuch 4, 12 und 18, so sehen wir, dass im Falle 4 die Detrusorlatenz ebenfalls 1 Sec. betrug, dass aber die Blase sich schon nach 3,8 Sec. zu entleeren anfang. Im 12. Versuche kam die Detrusorwirkung sehr spät, erst nach 4 Sec., zu Stande; ungefähr um das Doppelte später, d. h. nach 8,5 Sec., die Sphinkteröffnung. Im 18. Versuche, wo der Detrusor sich ungefähr nach 2 Sec. contrahirte, entleerte sich schon 1 Sec. später die Flüssigkeit aus der Blase, das Verhältniss der beiden Latenzen war also ein sehr kleines, es betrug 1,4. Im 8. Versuche war die Detrusorlatenz eine sehr beträchtliche. Sie betrug 3 Sec. Die Sphinkteröffnung erfolgte 1 Sec. später, und zwar bei dem geringen Blasendruck von 16 mm Hg. Vergleichen wir hiermit Versuche, wo ebenfalls ein annähernd so niedriger Blasendruck bestand, beispielsweise den Versuch 5, wo der Blasendruck 15 betrug, und den Versuch 28 mit einem Blasendruck von 12, so sehen wir, dass auch in diesen Versuchen ein annähernd gleiches Latenzverhältniss stattfand, nämlich 1—1,06.

Wir sehen also, dass der Sphinkter sich bei geringem Blasendruck nicht selten rascher öffnet als bei hohem, ein Umstand, welcher klar beweist, dass das Ausfliessen unabhängig ist von der Grösse des Blasendrucks.

Um in die vorliegenden Verhältnisse eine noch klarere Einsicht zu gewinnen, wollen wir in den angeführten Beispielen noch das Verhältniss des Blasendrucks zur Ausflussmenge beleuchten, welches aus den Zahlen der vorletzten Columnne ersichtlich ist. Betrachten wir zunächst die Versuche 2, 4 und 12, wo wir bei einem ziemlich hohen Blasendruck von 33, dem Latenzverhältnisse von 5, 3,8 und 2 begegnen, so sehen wir in dem ersten Falle d. i. im 2. Versuche die ganz geringe Ausflussmenge von 0,6. Das bedeutet, dass in diesem Versuche gewissermaassen ein Sphinkterkrampf vorhanden war, welcher bei dem relativ hohen Blasendruck von 33 nicht gelöst

wurde. Im 4. Versuche betrug die Ausflussmenge bei gleichem Drucke 8 ccm, d. i. das 13fache. Im 12. Versuche war wieder die Ausflussmenge etwas geringer. Sie betrug 3,8.

Sehen wir umgekehrt, wie bei niederem Drucke, wo die Latenzzeit eine verhältnissmässig kleine war, die Ausflussmengen sich verhalten, so finden wir im Versuche 8 bei einem Blasendruck von 16 eine Ausflussmenge von 9 ccm, also eine nahezu so grosse wie im Versuche 4, wo der Blasendruck 33 betrug.

In den Versuchen 28 und 20 mit noch niedrigerem Drucke sehen wir allerdings bei einem Blasendruck von 12 eine Ausflussmenge von nur 1,5 (Versuch 28); dagegen aber wieder bei einem viel geringeren Drucke von 5 die Ausflussmenge von 4,5 (Versuch 20).

Vergleichen wir die niedrigsten Ausflussmengen mit dem grössten Blasendruck, so sehen wir, dass kleine Ausflussmengen ebenso bei niedrigem als bei hohem Blasendruck vorkommen.

Nehmen wir umgekehrt als Ausgangspunkt unserer Betrachtung die in den Versuchen vorkommenden grössten Ausflussmengen, welche sich zwischen 8 und 14 bewegen, so sehen wir im 4. Versuche eine Ausflussmenge von 8, bei einem Blasendruck von 33, ebenso im 6. Versuche eine Ausflussmenge von 9, bei einem Blasendruck von 38 mm Hg., dagegen aber im 7. Versuche eine Ausflussmenge von 16 bei einem Blasendruck von 25, dann wieder im 8. Versuche eine Ausflussmenge von 9, bei einem Blasendruck von nur 16. Die höchste Ausflussmenge von 16 ccm finden wir einmal im 7. Versuche bei einem Blasendruck von 25, ein andermal, im 26. Versuche, eine Ausflussmenge von 14 bei einem Blasendruck von 24, und im 27. Versuche die gleichgrosse Ausflussmenge bei einem Blasendruck von 34. Wir sehen also wieder, dass den grössten Ausflussmengen keineswegs die höchsten Blasendrucksteigerungen entsprechen.

Bei dem höchsten Blasendruck, den wir in unseren Versuchen finden, also 60 (Versuch 16), 55 (Versuch 19), 43 (Versuch 30), 40 (Versuch 14), treffen wir die Ausflussmengen: 5,2, 2,5, 8, 12.

Mit diesen Betrachtungen sind, soweit ich sehe, die Beweise erschöpft, welche feststellen, dass bei der auf dem Wege des Reflexes erfolgenden Blasenentleerung die beiden die Blasenentleerung constituirenden, mechanischen Vorgänge, d. i. die Blasencontraction und Sphinktereröffnung, in keinem mechanischen Abhängigkeitsverhältnisse stehen, sondern dass dieselben zwei auf der Reizung verschiedener Nerven beruhende physiologische Vorgänge darstellen.

Hiermit erscheint der erste Theil unserer Aufgabe, d. i. die Analyse der motorischen Erscheinungen, welche durch Reizung sensibler Nerven im Bereiche des Blasenapparates auftreten, erledigt, und wir schreiten nun zur zweiten Aufgabe, d. i. zum Studium der Aenderungen der Reflexacte nach Einführung von Giften in die Blutbahn.

II.

Diese Versuche sollen zeigen, inwiefern sich der unter relativ normalen Verhältnissen, d. h. bei curarisirten Thieren, zu Stande kommende Reflexact ändert, wenn wir denselben noch andere Gifte einverleiben. Aus dieser Aenderung des Reflexactes soll eine Einsicht in die Aenderung der centralen Apparate gewonnen werden, in denen sich der Reflexact abspielt.

Wir wollen zunächst jene Versuche vorführen, in welchen dem Thiere nur ein Gift einverleibt wurde.

Vor Einführung des Giftes, d. i. nach Curarisirung des Thieres, wurde die normale Reaction, die bei einer bestimmten Blasenfüllung unter Reizung des Ischiadicus eintrat, bestimmt. Die hierbei statt habenden Bedingungen, soweit dieselben die Reizstärke und Blasenfüllung betreffen, wurden im weitem Verlaufe des Versuches constant erhalten. Die Resultate der einzelnen Versuche sind in Tabellen zusammengestellt, welche dieselben Zahlenangaben enthalten, wie die bereits früher discutirten. Der leichteren Uebersicht wegen haben wir in jeder auf die Giftwirkung sich beziehenden Tabelle auch die Zahlen notirt, welche sich auf den Vorversuch, der am unvergifteten, bloss curarisirten Thiere angestellt wurde, beziehen.

Wir gehen nun zur Besprechung der Versuche selbst.

Die Tabelle II bezieht sich auf einen Morphinumversuch. Derselbe zeigt, dass nach Einspritzung von 2 g einer 2 %igen Morphinumlösung der Sphinkterreflex zum Erlöschen gebracht wird. Der Detrusorreflex und der vasomotorische Reflex dagegen blieben erhalten. Mit anderen Worten: die durch den Reflex bedingte pressorische Wirkung, welche in der Contraction des Detrusor und in der Contraction der Gefässmusculatur zum Ausdruck gelangt, blieb erhalten, während die depressorische Wirkung, welche sich in der Oeffnung des Sphinkter und Erweiterung desselben, sowie in dem dadurch ermöglichten Ausfliessen des Blaseninhalts äussert, zum Erlöschen gebracht wurde. Diese Reaction sehen wir aber nicht sofort, sondern, wie die Tabelle zeigt, erst nach 15 Minuten auftreten.

Tabelle II. Morphinum.

Versuchs- zahl	Rollen- abstand	Latenz		Blasendruck	Ausfluss- menge	Blutdruck	Verhältnis zwischen Blutdruck u. Blasendruck	Verhältnis zwischen Blasendruck u. Ausfluss- menge	Verhältnis zwischen Detrusor u. Sphinkter- latenz
		Detrusor	Sphinkter						
1	8	1	2,5	46	9	56	1,2	5,1	2,5
1	8	0,5	6	15	3	46	8	5	1,2
1	8	0,5	4	15	0,5	50	3,3	30	8
1	8	1	—	10	—	40	4	—	—

Vorversuch.

N₁ 2 g einer 2%igen des Blasendrucks und in 5 Minuten.

Nach etwa 10 Minuten weitere Verminderung der Ausflussmenge bei gleichem Blasendruck.

Nach weiterer Einspritzung von 2 g der Lösung Verminderung des Blasendrucks, Erlöschen des Sphinkterreflexes.

Tabelle III. Chloralhydrat.

12	8	4,5	8,5	33	3,8	76	2,3	8,6	2
12	8	5	—	33	—	70	2,1	—	—
4	8	1	3,8	33	8	60	1,8	4,1	3,8
4	8	2	6	15	2,5	40	2,6	6	8
4	8	4	—	5	—	50	10	—	—

Vorversuch.

Nach Einspritzung von 5 g einer 10%igen Lösung bei gleichem Blasendruck. Erlöschen des Sphinkterreflexes.

Vorversuch.

Dieses Ergebnis zeigt sich unmittelbar nach der Einspritzung der Lösung und ist wesentlich verschieden von jenem nach 5 Minuten.

Nach 5 Minuten sinkt der Blasendruck, der Sphinkterreflex ist erloschen. Nach nochmaliger Einspritzung Erlöschen beider Reflexe.

Tabelle IV. Atropin.

Versuchszahl	Latenz		Blasendruck	Ausfluss- menge	Blutdruck	Verhältnis zwischen Blutdruck u. Blasendruck	Verhältnis zwischen Blasendruck u. Ausfluss- menge	Verhältnis zwischen Detrusor- u. Sphinkter- latenz	Anmerkung
	Detrusor	Sphinkter							
25	1	4,5	20	4	46	2,3	5,0	4,5	Vorversuch.
25	1	4,5	12	2,5	80	2,2	4,8	4,5	Nach Einspritzung eines Gramms einer 0,1%igen Atropinlösung Verminderung d. Detrusorwirkg.
25	1	4	10	1,5	40	4	6,6	4	Abnahme der Ausflussmenge. (Nach weiteren Einspritzungen Erlöschen beider Reflexe.)

Tabelle V. Cocain.

Versuchszahl	Detrusor	Sphinkter	Blasendruck	Ausfluss- menge	Blutdruck	Verhältnis zwischen Blutdruck u. Blasendruck	Verhältnis zwischen Blasendruck u. Ausfluss- menge	Verhältnis zwischen Detrusor- u. Sphinkter- latenz	Anmerkung
17	2	4	40	8	90	2,1	5	2	Vorversuch.
17	2	4	38	7,4	70	1,8	9,3	2	Nach Einspritzung einer Pravaz'schen Spritze 1%iger Cocainlösung leichte Abnahme der Detrusorwirkung und der Ausflussmenge.
17	2	4	25	5,1	50	2	10	2	Nach einer zweiten Einspritzung einer Spritze dasselbe.
17	2	4	20	2,6	40	2	7,6	2	Nach weiterer Einspritzung einer Spritze das- selbe Resultat.
17	2	4	20	2	40	2	10	0,5	Nach Einspritzung zweier Pravaz'scher Spritzen Abnahme der Ausflussmenge bei gleichem Blasendruck (20).

Tabelle VI. Strychnin.

Versuchs- zahl	Rollen- abstand	Latenz		Blasendruck	Ausfluss- menge	Blutdruck	Verhältnis zwischen Blutdruck u. Blasendruck	Verhältnis zwischen Blasendruck u. Ausfluss- menge	Verhältnisse zwischen Detrusor- u. Sphinkter- latenz	
		Detrusor	Sphinkter							
10 10	8 8	3 2	4 —	23 20	9 —	96 50	1,6 1,4	2,4 —	2 —	Vorversuch. Pravaz'schen Spritze inlösung Erlöschen Contraction des De- trusor (nach 5 Minuten) das Gegenteil.
10	8	2	2	10	1	20	2	10	1	Nach nochmaliger Einspritzung einer Spritze geringe Erholung des Detrusor (bis 10) und des Sphinkter bis zu einer Ausflussmenge von 1,0.
11 11	8 8	1,5 2	6 —	97 25	4,5 —	64 60	1,7 2,1	8,2 —	4 —	Vorversuch. Kurze Zeit (8—10 Sekunden) nach Einspritzung einer Pravaz'schen Spritze spontane Reaction des Detrusor und Sphinkter, bei Reizung Erlöschen des letzteren.
12 12	8 8	4,5 2	8,5 8	33 40	3,8 15	76 60	2,3 1,5	8,6 2,8	2 4	Vorversuch. Pravaz'schen Spritze der Ausflussmenge bei Reizung vor- Detrusor, Erlöschen
15 15	8 8	2 2	6 8	85 40	3 5	60 70	1,8 1,4	11,6 8	3 4	des Sphinkter. Vorversuch. ung geringe der Ausfluss- id 5 Minuten
15	8	2	8	25	8,4	50	2,4	7,8	4	Abnahme der Reflexe.

?	8	2	4	80	1,5	100	8	20	2	Vorversuch. Nach einer halben Pravaz'schen Spritze nach 5 Minuten eine geringe Abnahme der Detrusorcontraction, Abnahme der Ausflussmenge. Nach weiterer Einspritzung derselben Menge Erholung beider Reflexe.
?	8	2	4	28	0,5	100	3,2	56	2	
13	8	4	6,5	45	2	64	1,4	22,5	1,6	Vorversuch.
13	8	2	4	60	3,5	120	2	17	2	Ergebniss nach Einspritzung von Strychnin. Reizung nach 5 Minuten. Zunahme der Detrusor- und Sphinkterreaction, inzwischen spontane Contraction des Detrusor.
13	■	2	4	80	5	100	1,2	16	2	Nach zweiter Einspritzung von Strychnin nach 5 Minuten mit geringen Abweichungen dasselbe Resultat.
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nach weiteren Einspritzungen bei sich gleichbleibendem Blasendruck Abnahme der Ausflussmenge bis zu 0,5.
14	8	1	2	40	12	110	2,3	3,4	2	Vorversuch.
14	8	3	2	50	11,5	110	2,2	3,3	0,6	Nach Einspritzung von zwei Pravaz'schen Spritzen zuerst Reaction des Sphinkter (Ausflussmenge 11,5) bei einem Blasendruck von 50 mm Hg.
14	8	8	2	4	11	50	12,2	0,3	0,2	Nach weiterer Einspritzung von Strychnin zunächst 1 menge 1 Detrusor (4 mm Hg.).
14	8	10	12	10	1,5	100	10	7,7	1,1	Nach weiterer Einspritzung von Strychnin 1,5 bis 1,5 e Contraction des Detrusor bis zu 10 mm Hg.
14	8	—	6	—	3	100	—	—	—	Nach weiterer Einspritzung von zwei Spritzen nach 3 Minuten Erlöschen des Detrusor, Ausflussmenge = 3.
14	8	—	—	—	—	90	—	—	—	Nach weiteren 3 Minuten (ohne Einspritzung) Erlöschen beider Reflexe.

Die Aenderungen, welche die Reaction mit Bezug auf die normale, noch vor dem geschilderten Schlusseffect erfährt, zeigen die an den Vorversuch sich anschliessenden Versuche. Dieselben ergeben zunächst, dass der Blasendruck nach Einverleibung von Morphinum nicht mehr die frühere Höhe erreicht, und dass auch die Ausflussmenge eine geringere wird. Die Verminderung der Ausflussmenge hält aber nicht gleichen Schritt mit der Verminderung der Detrusorwirkung, denn es beträgt die Drucksteigerung in der Blase in zwei durch eine Pause von 5 Minuten von einander getrennten Versuchen 15 mm Hg., die Ausflussmenge aber sinkt, nachdem sie vorher von 9 ccm auf 3 ccm gefallen war, trotz des gleichen Blasendrucks auf 0,50.

Bemerkenswerth ist noch, dass die Verhältnisszahl des Blutdrucks zum Blasendruck bedeutend ansteigt, d. h. dass die vasomotorische Reaction erhalten bleibt, während die den Detrusor betreffende im Absinken begriffen ist.

Die zweite auf das Chloralhydrat sich beziehende Versuchsreihe ist in den Zahlen der III. Tabelle niedergelegt. Dieselbe enthält zwei Versuche, welche vollständig übereinstimmen. Sie lehren beide, dass nach Einverleibung von 5 g 10%iger Chlorallösung nach fünf Minuten der Sphinkterreflex erlischt; der Detrusorreflex bleibt erhalten, nur ist eine Abschwächung desselben, welche sich in einer verminderten Drucksteigerung kundgibt, zu constatiren. Auch hier begegnen wir der Thatsache, dass, während die Reflexwirkung, soweit sie die Blase betrifft, erlischt, bzw. sich vermindert, der vasomotorische Reflex in seiner Intensität erhalten bleibt.

Die Tabelle IV bezieht sich auf Atropin. Wir entnehmen derselben, dass durch Einverleibung des Giftes der Effect der reflectorischen Reizung nur eine Abschwächung erfährt, und zwar betrifft dieselbe in gleicher Weise den Detrusor wie den Sphinkter; es vermindert sich sowohl die Blasendrucksteigerung als die Ausflussmenge. Den Ausdruck für diese Thatsache liefern die Verhältnisszahlen der vorletzten Columnne, die, wie man sieht, von jenen im Vorversuche gewonnenen nicht wesentlich abweichen.

Die Tabelle V enthält die Ergebnisse über die Wirkung des Cocain, deren Resultate ich nicht weiter bespreche, weil sie aus der Tabelle leicht ersichtlich sind.

Die bisher besprochenen Gifte gehören zu denen, welche die Nervencentra eher herabstimmen, als erregen.

Es folgen nun Versuche mit einem Gift, welches in charakteristischer Weise die Erregbarkeit der Nervencentren erhöht, das ist das Strychnin. Das Studium dieses Giftes scheint mir wegen dieser seiner Eigenschaft nicht allein vom physiologischen, sondern auch vom praktischen Standpunkte wichtig, vom letzteren desshalb, weil ja bekanntlich das Strychnin bei Blasenlähmungszuständen häufig therapeutisch verwendet wurde.

Aus den vorliegenden in der Tabelle VI ersichtlich gemachten Versuchen ergibt sich zunächst, dass die Wirkungsweise dieses Giftes eine wechselnde ist. Man kann dieselbe in drei Gruppen sondern: Zu der ersten Gruppe gehören jene Fälle, in welchen durch das Gift eine Steigerung des Reflexactes hervorgerufen wird, die sich dadurch kennzeichnet, dass sowohl der Blasendruck als auch die Ausflussgeschwindigkeit gegenüber dem Ausgangspunkte im Vorversuche eine Steigerung erfährt. Diese Wirkungsweise ersieht man aus den Versuchen 13 und 15. Dieselbe erscheint gleich zu Beginn der Strychninwirkung. Und zwar betrifft die Steigerung relativ mehr den Detrusor als den Sphinkter, d. h. sie macht sich mehr in einer Steigerung des Blasendruckes als in einer Vermehrung der Ausflussmenge geltend.

Eine zweite Wirkung des Strychnin besteht darin, dass es den Sphinkterreflex vollständig aufhebt. Das Erlöschen dieses Reflexes kann sehr rasch und nach geringen Dosen, aber auch erst nach grössern Dosen des Giftes auftreten. Beispiele hiervon liefern die Versuche 10, 11 und 12.

Im Versuche 10 sehen wir, dass dieses Erlöschen des Sphinkter unter Steigerung des Blasendruckes erfolgt, im weiteren Verlaufe des Versuches erscheint bei geringerer Detrusorwirkung wieder die Eröffnung des Sphinkter, allerdings in viel geringerem Maasse als im Vorversuche.

Im 11. Versuche erlischt die Sphinkterwirkung mehr unter Abschwächung des Detrusor, im 12. Versuch steigt im Beginn des Versuches Detrusor- und Sphinkterwirkung, und erst zum Schluss des Versuches tritt ein Erlöschen des Sphinkterreflexes ein. Die Detrusorwirkung bleibt in dem Versuche nicht nur erhalten, sondern sie tritt auch spontan auf, ohne dass bei dieser spontanen Blasendrucksteigerung der Sphinkter sich öffnet.

Besonders bemerkenswerth ist der Versuch 14, weil derselbe einen ganz besonderen Fall von Strychninwirkung darstellt.

Tabelle VII. Muscarin.

Versuchszahl	Rollen- abstand	Latenz		Blasendruck	Ausfluss- menge	Blutdruck	Verhältnis		Blasendruck zwischen u. Ausfluss- menge	Verhältnis zwischen Blasendruck u. Ausfluss- menge	Verhältnis zwischen Detrusor- u. Sphinkter- latenz	Anmerkung
		Detrusor	Sphinkter				Blasendruck zwischen u. Blutdruck	Verhältnis zwischen Blasendruck u. Blutdruck				
18	8	1,9	2,8	95	10	54	1,5	1,5	3,5	1,4	Vorversuch.	Nach einer zweiten Reizung nach 5 Minuten geringe Steigerung des Detrusor, Vergrößerung der Ausflussmenge (14).
18	8	2	2	95	9	60	1,6	1,6	3,8	1	Ni	
18	8	1	2	40	14	50	1,2	1,2	2,8	2		Nach weiterer Einspritzung (eine Pravaz'sche Spritze) spontane Detrusor- und Sphinkter- reaction. Reizung: Verminderung der Ausfluss- menge und wieder spontane Reaction des Detrusor und Sphinkter.
18	8	2	2	35	11	50	1,4	1,4	3,2	1		
19	8	2	5,5	55	2,5	66	1,2	1,2	22	2,7	Vorversuch.	Reizung nach 5 Sekunden: Erlöschen des Sphink- terreflexes (nach Muscarineinspritzung von 1 g).
19	8	2,5	—	48	—	64	1,3	1,3	—	—		
19	8	2	2	40	7	50	1,2	1,2	5,7	1		Nach zweiter Einspritzung einer Pravaz'schen n des Detrusor und Sphinkter, bei weiteren Einspritzungen Wie- dererwachen beider Reflexe.
19	8	2	4	28	5	90	1,0	1,0	5,6	2		
												Bei weiteren Einspritzungen dasselbe Resultat.

In diesem Versuche öffnet sich nämlich nach Reizung des Ischiadicus der Sphinkter, ohne dass vorher eine Contraction des Detrusor erfolgt wäre. Diese letztere erfolgt vielmehr später.

Das Strychnin wirkt also einmal in der Weise, dass es die Sphinkterwirkung zum Erlöschen bringt und zwar sowohl bei erhöhter als bei herabgesetzter Detrusorwirkung, und endlich wird, ganz umgekehrt, die Sphinktereröffnung derart begünstigt, dass dieselbe ohne oder lange vor Eintritt der Detrusorwirkung erfolgt.

Wegen seiner ganz ausgesprochenen Wirkung auf die glatte Musculatur haben wir mit dem Muscarin Versuche angestellt, deren Resultate die obige Tabelle VII enthält. Die Wirkungsweise dieses Giftes ist gleichfalls eine sehr complicirte. Die Complication besteht darin, dass nach Einwirkung desselben nicht bloss der Reflexact selbst verändert wird, sondern dass nach Einführung des Giftes Detrusorwirkung und Sphinktereröffnung auch spontan auftreten. Dieses spontane Auftreten von Blasendrucksteigerung und Ausfliessen des Blaseninhalts tritt im Versuche 19 nach der zweiten und dritten Einspritzung von Muscarin auf. Der eben geschilderte spontane Effect verhält sich mit Bezug auf sein zeitliches Auftreten genau so wie der Reflexact, d. i. Detrusorwirkung und Ausfliessen erscheinen nicht gleichzeitig, sondern es kommt ebenso wie bei reflectorischer Reizung zuerst zur Steigerung des Blasendruckes und erst später zur Eröffnung des Sphinkter. Ausserdem haben wir wiederholt ein spontanes Ausfliessen, ohne damit einhergehende spontane Detrusorwirkung, beobachtet.

Die Aenderung des Reflexactes ist auch eine verschiedene. Es erlischt nämlich entweder kurz nach der ersten Einspritzung oder erst nach wiederholter Einspritzung von stärkeren Dosen der Sphinkterreflex. Während aber nach Morphinum, Chloralhydrat der Sphinkterreflex, wenn er einmal erloschen war, nicht wieder erscheint, sieht man denselben nach Muscarin im Laufe des Versuches wieder auftreten.

Auch bei der Nicotinwirkung, welche aus der Tabelle VIII ersichtlich ist, begegnen wir ähnlichen Erscheinungen wie beim Muscarin. Es kommt nach Einspritzung einer 0,2 % igen Nicotininlösung zu spontaner Blasendrucksteigerung und zu spontaner Entleerung ihres Inhalts. Das Nicotin unterscheidet sich aber in seiner spontanen Wirkung von dem Muscarin dadurch, dass es weit mehr die Eröffnung des Sphinkter als die Contraction des Detrusor begünstigt, d. h. es erfolgt spontanes Ausfliessen unter sehr geringer Blasendrucksteigerung.

Was nun die Einwirkung des Nicotin auf den Reflexact selbst betrifft, so begegnen wir zum Theile den gleichen Erscheinungen wie beim Muscarin: nach kleineren und grösseren Dosen erlischt der Sphinkterreflex allein, mitunter zugleich mit dem Detrusorreflex. Mit dem Erlöschen des Sphinkterreflexes wird in der Regel der Detrusorreflex schwächer. Ein Wiedererscheinen der Reflexe haben wir nicht beobachtet.

Aus den letzteren mit Giften angestellten Versuchen ergeben sich zunächst einige Schlussfolgerungen, welche sich wieder auf den Mechanismus der auf reflectorischem Wege eintretenden Blasenentleerung beziehen.

Die mit Morphinum und Chloralhydrat angestellten Versuche ergeben, dass der Sphinkterreflex zu einer Zeit erlischt, wo der Detrusor sich contrahirt, d. h. die Blase entleert sich nicht, trotzdem die Bedingungen, soweit sie den Detrusor betreffen, vollständig erhalten sind.

Hieraus geht wieder, im Einklange mit den früheren Betrachtungen, mit zwingender Nothwendigkeit hervor, dass der erhöhte Blasendruck für sich allein nicht im Stande ist, den Sphinkter zu öffnen, und dass hierfür besondere, von den Nerven ausgehende, auf die Sphinktermusculatur sich erstreckende Einflüsse nothwendig sind. Dadurch, dass diese Einflüsse durch das Morphinum und Chloralhydrat beseitigt, bezw. modificirt werden, wird der Reflexact unvollständig.

Ueber die Vorstellung, der man sich mit Bezug auf den centralen Vorgang hingeben kann, welcher diese Unvollständigkeit bedingt, soll später berichtet werden.

Das Atropin und das Cocaïn ändern, wie die Versuche lehren, den Reflexact nicht wesentlich; man sieht nur, dass die Sphinktereröffnung geringer wird. Die Blasendrucksteigerung bleibt erhalten. Wir können somit die Wirkung dieser beiden Gifte aus unserer Betrachtung ausschalten.

Viel wichtiger und interessanter sind die Versuche mit Strychnin, Muscarin und Nicotin.

Aus den Strychninversuchen erfahren wir, dass mitunter sowohl die Detrusor- als die Sphinkterreaction gesteigert wird, d. h. dass der Blasendruck sich mehr erhöht als beim bloss curarisirten Thiere, und dass auch die Ausflussmenge eine relativ grössere wird. Aus dieser Thatsache könnte man nicht die Unabhängigkeit des Sphinkter

vom Detrusor erschliessen, ja im Gegentheil, es könnte dieselbe eher als Beweis für die ältere Theorie aufgefasst werden. Einer solchen Auffassung stellt sich aber die bereits früher betonte Thatsache gegenüber, dass die Steigerung der Detrusorwirkung relativ grösser ist als die der Sphinkterwirkung, d. h., dass die Ausflussmenge nicht in dem Maasse sich steigert, als der Blasendruck erhöht wird.

Von entscheidender Beweiskraft sind aber jene Fälle, welche lehren, dass nach Einwirkung des Strychnin der Sphinkterreflex erlischt, in ähnlicher Weise wie nach Einverleibung von Chloralhydrat und Morphinum, namentlich aber jene Fälle, welche die interessante Thatsache ergeben, dass das Ausfliessen des Blaseninhalts noch vor einer Contraction des Detrusor erfolgt.

Zweifellos spielen hierbei centrale Vorgänge eine Rolle; welche, das soll später auseinandergesetzt werden. Dessgleichen soll die Thatsache, dass der durch Strychnin erloschene Sphinkterreflex im Laufe des Versuches wiedererscheint, später besprochen werden.

Das Muscarin wirkt in zweifacher Weise. Es treten nach Einverleibung desselben spontan, d. i. ohne reflectorische Reizung, sowohl Detrusorcontraction als Eröffnung des Sphinkter auf.

Sodann wird durch das genannte Gift der Reflexact wesentlich modificirt. Von den spontanen Erscheinungen werden wir später sprechen. Zunächst soll die Modification des Reflexactes und ihre Beziehung zur Theorie des Mechanismus der Blasenentleerung erörtert werden. Nach dieser Richtung begegnen wir wieder der Thatsache, dass, mitunter nach schwächeren, mitunter nach stärkeren Dosen von Muscarin der Sphinkterreflex erlischt. Ausserdem beobachten wir, dass nach stärkeren Dosen mit dem Sphinkterreflex ausnahmsweise auch der Detrusorreflex zum Schwinden gebracht wird. Selbstverständlich beweist das Verschwinden beider Reflexe gar nichts für unsere Theorie der Blasenentleerung. Ebensowenig sind jene Fälle, wo die Detrusorcontraction auf ein Minimum reducirt wird und der Sphinkter verschlossen bleibt, nicht als Beweise für unsere Auffassung heranzuziehen. Dagegen ist die Thatsache, dass der Sphinkterreflex bei Erhaltung der Detrusorwirkung verschwindet, wieder beweisend für die Unabhängigkeit der Blasenentleerung von der Detrusorwirkung.

Nicht minder lehrreich und beweisend sind jene spontan auftretenden Erscheinungen, aus denen hervorgeht, dass der Sphinkter sich öffnen und die Blase sich entleeren kann, ohne dass der Detrusor

sich contrahirt. Auch in den durch die Nicotinversuche sich ergebenden Erscheinungen liegen wieder Beweise für die Unabhängigkeit der Sphinktereröffnung von der Blasencontraction. Wir finden dieselben einestheils in den spontan auftretenden Erscheinungen, welche lehren, dass, wie beim Muscarin, eine reichlichere Blasenentleerung ohne Beihilfe einer entsprechenden Detrusoraction stattfindet. Wir finden sie ferner in den Reflexversuchen, welche darthun, dass die Detrusorwirkung allein nicht im Stande ist, eine Blaseneröffnung hervorzurufen, denn wir sehen wieder den Sphinkterreflex erlöschen zu einer Zeit, wo der Detrusor sich noch contrahirt.

Die bisherigen Betrachtungen bezogen sich nur auf den Mechanismus der Blasenentleerung und hatten bloss den Zweck zu beweisen, dass die Aenderungen des Reflexactes, welche in der Detrusor- und Sphinkterwirkung zum Ausdruck gelangen, nur mit der Vorstellung, nach welcher die Sphinktereröffnung und die Blasencontraction zwei von einander unabhängige Functionen darstellen, sich vereinen lassen.

Es entsteht nun eine zweite Frage: „Welchen Vorstellungen haben wir uns mit Bezug auf die Aenderungen, welche der centrale Reflexapparat durch die besagten Gifte erfährt, hinzugehen?

Wenn wir die Thatsache in Erinnerung bringen, dass nach Einwirkung grösserer Dosen von Morphinum und Chloralhydrat der Sphinkterreflex erlischt und der Detrusorreflex vermindert wird, so müssen wir an dieselbe die Vorstellung knüpfen, dass die centralen Apparate, welche unter normalen Verhältnissen auf Reize, die auf dem Wege des Ischiadicus zu Stande kommen, in einen Erregungszustand gerathen, der sich auf dem Wege des N. erigens zum Sphinkter sowohl, als zum Detrusor begibt, ihre Erregbarkeit eingebüsst haben. Daraus würde sich die weitere Vorstellung ergeben, dass der vom Ischiadicus ausgehende Reiz auf Centren einwirkt, welche von den Giften in gleichmässiger Weise beeinflusst, d. h. gleichmässig gelähmt werden. Diese einfache Vorstellung kann aber nicht allgemein aufrecht erhalten werden, man kann für derartige Fälle nicht einfach eine Lähmung der Centren annehmen. Der Reflex ist ja nicht erloschen, sondern er ist nur unvollständig geworden, insofern als die Erregungen vom Centrum aus nur auf den Detrusor ablaufen, aber nicht auf den Sphinkter.

Da nicht angenommen werden kann, dass ein und derselbe Apparat in seiner Erregbarkeit leidet und zugleich unversehrt bleibt, so ergibt sich von selbst die Nothwendigkeit der Annahme, dass der

vom Ischiadicus ausgehende Reiz nicht ein einziges Centrum treffen könne, sondern dass derselbe seine Wirksamkeit in zwei verschiedenen Centren entfalten müsse. Mit andern Worten: die Centra, von denen pressorische, d. i. tonisirende Reize auf den Detrusor, und jene, von welchen depressorische, d. i. den Tonus herabstimmende Reize auf den Sphinkter überfließen, können unmöglich eine anatomische Einheit darstellen, es muss vielmehr isolirte Centren für den Detrusor und Sphinkter geben. Auf Grund einer solchen Annahme erklärt sich leicht die Ungleichheit und Ungleichmässigkeit der Reflexvorgänge.

Aus der unvollständigen Reflexwirkung ergibt sich aber nicht bloss die Nothwendigkeit der Annahme von zwei anatomisch von einander getrennten Reflexcentren, sondern auch die weitere Annahme, dass die Erregbarkeit dieser beiden Centren eine verschiedene sei. Denn nur durch eine verschiedene Erregbarkeit findet die Thatsache, dass nach Einwirkung desselben Giftes beim Erlöschen eines Reflexactes der andere erhalten bleibt, ihre Erklärung.

Mit den beiden auseinandergesetzten Vorstellungen von zwei verschiedenen Reflexcentren mit verschiedener Erregbarkeit reichen wir vollständig aus, so lange wir es nur mit der Erscheinung zu thun haben, dass ein Gift einen Theil des Reflexvorganges zum Erlöschen bringt und den anderen unberührt lässt. Für Morphinum und Chloralhydrat hat also dieselbe vollständige Gültigkeit. Zu weitem Erwägungen gelangen wir, wenn wir die nach Strychnin auftretenden Erscheinungen mit Bezug auf die Aenderungen, welche der Reflexapparat erleidet, in Erwägung ziehen.

Nach Einverleibung von Strychnin sehen wir in einigen Fällen eine Steigerung der Reflexwirkung, welche sowohl den Detrusor als auch den Sphinkter betrifft. Diese Erscheinung stimmt mit bekannten Wirkungen überein, welchen wir beim Strychnin verschiedenartig begegnen.

Das Strychnin steigert ja die Erregbarkeit sämmtlicher die willkürliche Musculatur versorgender centraler Nervenapparate, sowie die der Gefässnervencentren. In der gesteigerten Reflexwirkung, soweit sie sich auf den Detrusor bezieht, begegnen wir also einer begreiflichen Analogie mit den eben erwähnten Erscheinungen. Es lässt sich auch der Reflexact, welcher den Sphinkter betrifft, wiewohl derselbe einen depressorischen, also den Tonus vermindern den Vorgang darstellt, mit einer gesteigerten Erregbarkeit centraler

Apparate in Verbindung bringen. Wir müssen eben bedenken, dass nur der periphere Vorgang in diesem Falle einem lähmungsartigen Zustande entspricht. Es muss aber festgehalten werden, dass dieser lähmungsartige Zustand auf dem Wege einer Reizung sich ergibt. Es liegt daher nichts Widersprechendes in der Behauptung, dass sowohl die pressorischen Centra für den Detrusor, als auch die depressorischen Centra für den Sphinkter eine Steigerung der Erregbarkeit erfahren. Es ist dies aber nicht die einzige Wirkung, welche das Strychnin hervorruft. In bestimmten Stadien der Strychninwirkung erlischt der Sphinkterreflex, und es ist erwiesen worden, dass der Detrusorreflex ebenfalls aufgehoben wird.

Das gleichzeitige Erlöschen des Detrusor- und Sphinkterreflexes bietet der Erklärung keine Schwierigkeiten, denn wir erblicken hierin den Ausdruck einer den Physiologen und Toxikologen bekannten Thatsache, dass ein und dasselbe Gift, nachdem es seine reizende Wirkung entfaltet hat, lähmend wirkt. Das Verschwinden des Sphinkterreflexes allein bietet der Erklärung ebensowenig Schwierigkeit. Denn wir können dieselbe mit der Vorstellung vereinbaren, dass die Erregbarkeit des Detrusorcentrums länger erhalten bleibt als die des Sphinktercentrums.

Grössere Schwierigkeit bietet der Erklärung die Thatsache, dass mitunter der Sphinkterreflex früher eintritt als der Detrusorreflex. Für diese Fälle reichen wir mit der allgemeinen Vorstellung von quantitativen Aenderungen der Erregbarkeit nicht aus. Denn eine solche kann nur eine Verminderung, eine Steigerung, oder ein Verschwinden des Reflexes erklären. In den bezüglichen Fällen handelt es sich aber um eine Beschleunigung, bezw. Verzögerung der Reflexwirkung, in unserem Falle speciell um eine Beschleunigung des Sphinkterreflexes, dessen Entwicklung gewöhnlich eine längere Latenz erfordert und um eine Verzögerung des Detrusorreflexes, welcher in der Regel nach kurzer Latenz auftritt. Suchen wir uns nun auch hierüber eine Vorstellung zu bilden, so können wir nur annehmen, dass durch das Strychnin einerseits Hemmungen eingeführt, andererseits bestehende Hemmungen beseitigt werden. Der Eintritt einer Hemmung würde die Verspätung des Detrusorreflexes, der Ausfall einer bestehenden Hemmung das zeitlich raschere Auftreten des Sphinkterreflexes erklären.

An diese Vorstellung knüpft sich nothwendigerweise die Annahme, dass unter normalen Verhältnissen ohne toxische Beeinflussung des

Centrums die Oeffnung des Sphinkter nur unter Beseitigung von Widerständen, die wir als Hemmungen bezeichnen, erfolgt. Nur auf diesem Wege erklärt sich die relativ grosse Sphinkterreflex-Latenz.

Was ich hier mit Bezug auf die physiologische Eigenthümlichkeit der Nervencentren und deren Aenderungen durch das Strychnin ausinandergesetzt habe, hat, wie ich betonen muss, nur den Werth einer Hypothese, welche hinreicht, die aufgefundenen Thatsachen in ihrer Entstehung und Wechselbeziehung verständlich zu machen.

Noch zwei Erscheinungen beobachten wir nach Einführung von Strychnin. Während beim Morphinum und Chloralhydrat der einmal erloschene Sphinkterreflex im Laufe des Versuches nicht wieder erscheint, sehen wir mitunter bei den Strychninversuchen ein Wiedererscheinen des genannten Reflexes. Das würde bedeuten, dass die durch Strychnin bewirkte Lähmung der reflectorischen Centralapparate für den Sphinkter eine nicht dauernde ist.

Ferner beobachten wir, dass nach der Strychninwirkung auch spontan, also ohne Reizung des Ischiadicus Blasencontractionen auftreten. Die Bedeutung dieser spontanen Blasencontractionen werden wir später zusammenhängend mit ähnlichen Erscheinungen besprechen, welche wir nach Einführung des Muscarins und Nicotins auftreten sahen.

Auch beim Muscarin und Nicotin, welche beiden Gifte wir wegen der Analogie ihrer Wirkungsweise unter Einem besprechen wollen, stossen wir wieder auf die Thatsache, dass nach Einverleibung derselben der Sphinkterreflex bei Erhaltung des Detrusorreflexes erlischt. Die Deutung hierfür muss wohl in gleicher Weise erfolgen wie früher, d. h. wir müssen uns vorstellen, dass die Reflexcentren für den Sphinkter früher eine Einbusse ihrer Erregbarkeit erfahren, als jene für den Detrusor. Denn letztere sehen wir in der Regel erst nach Einführung grösserer Dosen erlahmen.

Der erloschene Sphinkterreflex kann übrigens durch nachträgliche Muscarinintoxication im Laufe des Versuches wieder erscheinen. Es besteht also eine Analogie zwischen Muscarin- und Strychninwirkung. Die Deutung dieser Erscheinungen wurde schon früher besprochen.

Wir kommen nun zur Discussion der sogenannten spontanen Erscheinungen, welche sich in verschiedener Weise bei den verschiedenen Giften äussern.

Wir beobachten zunächst das spontane Auftreten einer Blasencontraction, die von einer Eröffnung des Sphinkter gefolgt wird, d. i.

wir sehen nach Einwirkung bestimmter Gifte (Muscarin, Nicotin) denselben Vorgang, wie er nach einer reflectorischen Reizung oder nach directer Reizung des Erigens beobachtet wird.

Diese Erscheinung sahen wir in sechs Muscarinversuchen. Besonders bemerkenswerth hierbei ist nicht nur das Auftreten des vollständigen Actes der Blasenentleerung, sondern auch der Umstand, dass wir einer verhältnissmässig grossen Sphinkterlatenz begegnen. So sahen wir in zwei Versuchen den Sphinkter sich erst sechs Secunden nach der Blasencontraction öffnen.

Bei Einführung des Nicotin betrug in einem Falle die Sphinkterlatenz 4 Secunden. •

Worauf beruht nun dieses spontane Auftreten der geschilderten Erscheinungen?

Zweifellos ist dieselbe als eine Giftwirkung aufzufassen. Die Erscheinungsweise als solche macht entschieden den Eindruck, dass sie centralen Ursprungs sei, denn sie gleicht vollständig jener, welche man nach der reflectorischen Reizung beobachtet. Bedenkt man jedoch, dass den beiden genannten Giften die Eigenthümlichkeit zukommt, die glatte Musculatur anderer Organe, wie jene des Darmes, der Gefässe, in Erregung zu versetzen, so kann man nicht a priori die Annahme zurückweisen, dass es sich hier nicht um centrale, sondern um periphere Vorgänge handelt, d. h. man kann vermuthen, dass das muscarin- oder nicotinhaltige Blut die peripheren, in der glatten Musculatur des Detrusor und des Sphinkter liegenden Apparate in einen Erregungszustand versetzt, und dass dadurch sowohl die Detrusorcontraction als die Herabsetzung des Sphinktertonus ausgelöst wird.

Um nun zu entscheiden, welcher von den beiden Annahmen eine grössere Berechtigung zukommt, haben wir Versuche ausgeführt, in denen vor Einverleibung des Giftes die beiden Nervi erigentes durchschnitten wurden. Durch diesen Eingriff findet eine Unterbrechung der Reflexbahn statt, was sich dadurch zeigt, dass auf Reizung des Nervus Ischiadicus weder eine Blasencontraction noch eine Eröffnung des Sphinkter erfolgt.

Die Erscheinungen, welche wir an einem Thiere, dessen Nervi erigentes durchschnitten sind, nach Einverleibung von Muscarin beobachten, mussten Aufklärung darüber geben, ob die spontanen Vorgänge central oder peripher bedingt sind.

Die bezüglichlichen Muscarinversuche, drei an der Zahl, ergaben, dass ausnahmslos nur einer der beiden Vorgänge in Erscheinung tritt. Und zwar zeigte sich die Wirkung nur an dem Detrusor, die durch das Steigen des Manometers zum Ausdruck gelangte. In einem Falle sahen wir wohl auch den Sphinkter sich spontan öffnen, und zwar, was besonders zu bemerken ist, unter gleichzeitigem Absinken des Blasendruckes, d. i. unter Erschlaffung der Blasenmusculatur. Hieraus kann man folgern:

1. Das Auftreten beider Vorgänge, d. i. der Blasencontraction und der Sphinkteröffnung beruht auf einer Einwirkung des Giftes auf das Centrum, d. i. die der Einwirkung des Muscarins unterliegenden Centren senden auf dem Wege des N. erigens Impulse, welche den Detrusor zur Contraction und den Sphinkter zur Erschlaffung bringen.

2. Die peripheren Apparate, und zwar sowohl die für den Detrusor als auch die für den Sphinkter, können auch direct durch das Gift gereizt werden.

Dieses letztere Versuchsergebniss erscheint desshalb besonders bemerkenswerth, weil es mit den Durchschneidungsversuchen, welche v. Zeissl¹⁾ vorgenommen hat, in vollster Uebereinstimmung steht. v. Zeissl hat nämlich bei Hunden sämtliche Blasenerven durchschnitten und die die Operation überlebenden Thiere zeigten keine Harnverhaltung, sondern verhielten sich wie intacte Thiere. Die peripheren Apparate übernahmen also in diesen Fällen vollständig die Function der centralen, was durch meine Versuche ganz erklärlich erscheint.

Die spontanen Erscheinungen, welche wir bisher nur mit Rücksicht auf ihre Entstehungsweise besprochen haben, lassen sich auch mit Bezug auf die mechanische Theorie der Blasenentleerung verwerthen. Es liegt in ihnen wieder ein sicherer Beweis für die Unabhängigkeit der Sphinktereröffnung von der Detrusorcontraction. Derselbe liegt zumeist in den einseitigen spontanen Erscheinungen, denn diese lehren, dass der Detrusor sich contrahiren kann, ohne dass ein Tropfen des Blaseninhaltes sich entleert; und dass umgekehrt der Sphinkter sich öffnen, die Blase sich entleeren kann, ohne Beihülfe des Detrusor, ja selbst unter gleichzeitiger Erschlaffung desselben.

1) Zeissl, M. v., Ueber die entnervte Blase. Wiener klin. Wochenschr. 1896. Nr. 20.

Es sind dies die letzten Betrachtungen, die wir der Theorie des Entleerungsmechanismus der Blase widmen.

In den nachfolgenden Versuchen, welche die Combination verschiedener Giftwirkungen betreffen, ist zwar noch reichliches Material vorhanden, welches für unsere Lehre vom Mechanismus der Blasenentleerung ausgenützt werden könnte. Doch halten wir die Beibringung eines weitem Beweismaterials für überflüssig und wollen uns daher bei diesen Versuchen nur auf Betrachtungen beschränken, welche sich auf Beeinflussung der centralen Apparate beziehen. Aus dem Studium der Wirkungsweise einzelner Gifte haben wir einerseits wichtige Aufklärungen erlangt über die gegenseitige Beziehung der beiden die Blasenentleerung constituirenden Acte, andererseits hat dasselbe zu bestimmten Vorstellungen geführt, welche die Natur der den Blasenmechanismus beherrschenden centralen Apparate betreffen. Wir haben insbesondere erfahren, dass der Zustand der Centralapparate durch Gifte sowohl im Sinne der Reizbarkeitserhöhung und Reizbarkeitsverminderung als im Sinne einer Hemmung und Beschleunigung verändert werden kann.

Weitere Aufklärungen über den Centralapparat und die Aenderung seines Zustandes ergeben sich aus Versuchen, in denen wir den Thieren mehrere Gifte einverleibten, so dass der Centralapparat dem Einflusse einer Combination von Giftwirkungen unterlag. Diese combinirten Giftversuche hatten zumeist den Zweck, über die Frage Auskunft zu geben, ob sich bei Einführung von zwei oder mehreren Giften antagonistische Wirkungen nachweisen lassen derart, dass die lähmende Wirkung des einen durch die erregende des anderen Giftes aufgehoben oder dass umgekehrt die reizende Wirkung eines Giftes durch die lähmende eines anderen paralsirt wird.

Wir haben nach dieser Richtung hin das gegenseitige Verhalten von Chloral und Strychnin geprüft, und zwar in der Weise, dass wir Versuche vornahmen, wo zuerst Chloral und dann Strychnin, und umgekehrt solche, in denen zuerst Strychnin und dann Chloralhydrat eingeführt wurde.

Hierbei ergab sich, allerdings nicht in allen Fällen, dass der durch Chloral erloschene Sphinkterreflex durch Strychnin wieder auftauchte, und ebenso sahen wir einmal von den durch Chloral erloschenen beiden Reflexen den Detrusorreflex nach Strychnin wieder erscheinen. Wir beobachteten aber auch, dass in den Versuchen, wo Strychnin zuerst eingeführt wurde, und zwar in einer Dosis, bei

welcher Detrusor- und Sphinkterreflex erloschen waren, das Chloral vorübergehend ein Wiedererscheinen der beiden Reflexe hervorrief.

Liessen wir Muscarin nach Strychnin einwirken, so trat mit grosser Constanz eine Wiederherstellung des Sphinkterreflexes auf. Man kann hieraus folgern, dass das Muscarin die Eigenschaft besitzt, diejenigen Apparate, welche den Sphinktertonus hemmend beeinflussen, auch dann noch in Erregung zu versetzen, wenn dieselben scheinbar ihre Erregbarkeit eingebüsst hatten.

In gleichem Sinne wirkt auch Muscarin nach Atropin. Diese Thatsache erscheint um so auffallender, als das Atropin auf das Herz bekanntlich in ganz anderem Sinne wirkt. Das Herz eines atropinisirten Thieres reagirt nämlich gar nicht auf Muscarin. Das Muscarin vermag also die durch Strychnin und Atropin vernichtete Erregbarkeit des Reflexapparates für den Sphinkter herzustellen, dem Nicotin gegenüber ist es aber unwirksam. Denn bezügliche Versuche lehren, dass der durch das Nicotin erloschene Sphinkterreflex durch Muscarin nicht mehr hergestellt wird.

Aus den durch die Versuche gewonnenen Erfahrungen, welche lehren, dass es leichter möglich wird den Sphinkterreflex zu restituiren als den Detrusorreflex, dürfen wir wohl die Vorstellung ableiten, dass der Reflexapparat für den Sphinkter nicht so leicht in einen dauernden Lähmungszustand verfällt als der Reflexapparat für den Detrusor.

Die Verrichtungen der Hypophyse.

Dritte Mittheilung.

Von

E. von Cyon.

In den bis jetzt veröffentlichten Untersuchungen, die Functionen der Hypophyse betreffend, sowie in den Mittheilungen über die Wirkungen der Hypophysenextracte¹⁾ suchte ich unter Anderem auch die physiologischen Beziehungen des Hirnanhangs zu den Schilddrüsen festzustellen.

Die Erklärung dieser Beziehungen, zu welcher mich die verschiedenartigen Versuche gedrängt haben, bestand kurz in Folgendem: Beide Organe dienen hauptsächlich dazu, das Gehirn gegen gefährdrohende Blutanhäufungen zu schützen und die Circulation in der Schädelhöhle zu reguliren. Sie erfüllen diese ihre physiologische Bestimmung auf doppeltem Wege: auf mechanischem und chemischem. Die mechanische Rolle der gefässreichen Schilddrüsen konnte ich mit derjenigen von Schleusen vergleichen, deren Eröffnung den Blutandrang vom Gehirn ableitet. Die Hypophyse, welche ihrer Lage und ihrem Baue nach besonders dazu geeignet scheint, von Druckschwankungen in der Schädelhöhle beeinflusst zu werden, ist im Stande, in Nothfällen den schützenden Einfluss der Schilddrüsen anzurufen, also die Schleusen in Bewegung zu setzen. Sie dient also vornehmlich als Regulator des Blutdruckes im Gehirn.

Die chemischen Producte, welche diese Drüsen bilden — Jodothyryn und Hypophysin —, befördern die mechanische Rolle dieser Drüsen, indem sie durch ihre mannigfaltigen Beeinflussungen der Central-Organen der Gefäss- und Herznerven deren Functionsfähigkeit in verschiedenem Sinne zu beeinflussen vermögen. Dies die Hauptzüge meiner Theorie der Verrichtungen der Schilddrüsen und der Hypophyse.

1) Dieses Archiv Bd. 71, 72 und 73.

Es liegt in der Natur der Vorgänge, um welche es sich hier handelt, dass, trotz der grossen Beweisfähigkeit der an Thieren angestellten Versuche, es doch in hohem Grade wünschenswerth erscheint, auch durch Beobachtungen am lebenden Menschen die über dieselben aufgestellte Theorie bestätigt zu sehen. In meinen Beiträgen zur Physiologie der Schilddrüse und des Herzens¹⁾ habe ich daher ein besonderes Capitel der Zusammenstellung von an Menschen, die an verschiedenen Formen des Kropfes leiden, gesammelten Beobachtungen gewidmet, welche durch ihren Einklang mit den Resultaten meiner Versuche gewichtige Stützen für meine Schlüsse lieferten.

Demselben Gedankengange folgend, suchte ich nach einer Gelegenheit, auch am Menschen meine Ansichten über die Verrichtungen der Hypophyse prüfen zu können. Die in der letzten Zeit unter der Bezeichnung Acromegalie bekannt gewordene Erkrankung, welche Marie und nach ihm auch andere Aerzte mit Recht in Zusammenhang brachten mit pathologischen Veränderungen der Hypophyse, schien mir für eine solche Prüfung sehr geeignet.

Während meines längeren Aufenthaltes in Spa im letzten Sommer habe ich, Dank der Liebenswürdigkeit des vortrefflichen dortigen Praktikers, Dr. Scheuer, die gewünschte Gelegenheit gefunden. Derselbe stellte zu meiner Verfügung eine Familie von Acromegalen, deren Krankheitssymptome für meine Zwecke besonders günstig waren; nach meiner Abreise von Spa setzte Dr. Scheuer die von mir vorgeschriebene Behandlung und Beobachtung der Kranken mit grossem Eifer und Sachkenntniss fort. Die Patienten waren drei Knaben, 3, 7 und 12 Jahre alt, welche dieselben Krankheitserscheinungen in den verschiedenen Phasen der Entwicklung zeigten. Merkwürdiger Weise — wie man mit Gewissheit feststellen konnte — existirte bei den Kindern keinerlei hereditäre Belastung. Ihr Vater, ein kräftiger und rüstiger Mann (Maler), 40 Jahr alt, ist vollständig gesund; desgleichen die 36jährige Mutter. Beide gehören bekannten, aus Spa stammenden Familien an, die weder in aufsteigender noch in collateraler Linie irgend welche Nerven- oder Gehirnleidende besaßen.

Die ausführlichen Krankheitsgeschichten gehören nicht hierher; sie sollen anderswo mitgetheilt werden. Hier sollen nur diejenigen Thatsachen berücksichtigt werden, welche vom physiologischen Standpunkte aus Interesse bieten. Ich habe meine Beobachtungen vor-

1) Dieses Archiv Bd. 70.

läufig auf den ältesten Knaben beschränkt. Derselbe bot schon beim ersten Anblick ein vollständiges Jammerbild. Bei 1 m 35 cm Höhe besass er eine ganz abnorme Corpulenz: 1 m 15 cm Umfang der Taille, 55 $\frac{3}{4}$ kg Körpergewicht. Die Fettmassen waren gleichmässig über den ganzen Körper verbreitet. Das Gesicht roth und gedunsen. Der Kranke sah ganz stumpfsinnig aus, stand apathisch in einer Ecke und bewegte sich nur auf Aufforderung; antwortete mit kaum hörbarer Stimme auf Fragen, wobei er viel über fortwährenden heftigen Kopfschmerz klagte. Seine Augäpfel waren in anhaltendem, heftigem Nystagmus. Sein Puls klein, unregelmässig und arhythmisch. Am Herzen war aber kein organischer Fehler nachzuweisen.

Aus der Vorgeschichte des Kranken ist Folgendes hervorzuheben: schon im dritten Monat nach seiner Geburt begann seine ungewöhnliche Fettsucht, die ihn als Phänomen betrachten liess. Im 16. Monate wurden die ersten Gesichtsstörungen beobachtet, die immer bedenklicher wurden und bis zur jetzigen Halbbblindheit sich entwickelt haben. Im dritten Jahre begannen die heftigen Anfälle von Kopfschmerzen, die seitdem immer an Intensität zunahmen. Gegen dieselbe Zeit stellten sich Nystagmus und klonische Krämpfe in den oberen Extremitäten ein; die letzteren haben später nachgelassen. Der Knabe war immer sehr apathisch und plump; nahm nie an Kinderspielen theil und bewegte sich nur ungern und mit Mühe. Die Schule musste er aufgeben, da seine Sehschwäche und wohl auch ein gewisser Stumpfsinn jedes Lernen unmöglich machten. Wie seine beiden Brüder zeigt er an der vorderen Thoraxwand ein breites, horizontales Venennetz, das von einer Achselhöhle zur anderen verläuft. Seine Gelenke sind, im Gegensatz zu den missgeformten Gelenken seiner Brüder, ziemlich normal. Alle drei Brüder haben merkwürdiger Weise an beiden Füßen je sechs Zehen, die ganz gleichmässig ausgebildet und an vier Metatarsalknochen befestigt sind.

Vor meinem Besuch wurde der Knabe einige Zeit mit Jodothyryn und Strychnin behandelt und büsste unter dem Einfluss dieser Behandlung 1 $\frac{3}{4}$ kg ein (von 55 $\frac{3}{4}$ sank sein Gewicht auf 54 kg).

Ich verordnete zwei Mal täglich 20 cg des Hypophysenpulvers, welches ich dem Dr. Scheuer anvertraute. Diese Behandlung dürfte, wenn meine Theorie der Hypophysenfunktionen richtig ist, die Kopfschmerzen besänftigen und den Herzschlag heben und regelmässiger machen. Auf den Nystagmus erwartete ich keinen Einfluss, da ich denselben als eine secundäre Folge der pathologischen Ver-

änderungen der Hypophyse betrachtete, die nur durch die Nachbarschaft des Oculomotorius bedingt sei. Dagegen hoffte ich, dass das Hypophysenpulver in analoger Wirkung wie das Jodothyryn eine grössere Gewichtsabnahme erzeugen wird. Zwar besass ich keine directen Erfahrungen über den Einfluss des Hypophysins auf den Stoffumsatz im Organismus. Die grossen Analogieen aber, welche ich in den sonstigen Wirkungen dieser Substanz mit denen der des Jodothyryns constatirte, berechtigten die Erwartung, dass auch in Bezug auf den Stoffumsatz Aehnliches der Fall sein wird.

Der Erfolg dieses Heilexperiments hat meine Erwartungen bei Weitem übertroffen. Den 4. October schrieb mir Dr. Scheuer Folgendes über die ersten Wirkungen des Hypophysenpulvers „Vous serez certainement très heureux d'apprendre que votre remède a fait merveille chez le jeune garçon atteint d'acromégalie . . . Depuis qu'il a pris les poudres, les maux de tête habituels ont presque disparu, les battements du coeur se sont régularisés et ont diminué en nombre. Le sensorium s'est éclairé. L'intelligence est devenu plus ouverte et le sujet s'est intéressé d'avantage à tout ce qui se passe autour de lui. Il a même manifesté le désir de retourner à l'école . . . La démarche est plus alerte, moins lourde, plus assurée. Le nystagme est dans le statu quo. Enfin, la perte en poids a été exactement de 6 Kilos . . . Cette métamorphose, très appréciable à la vue a frappé le peuple qui la qualifie de miraculeuse“ . . .

Seitdem haben sich die Folgen der Behandlung noch befestigt. Bis zum 15. October, also während der siebenwöchentlichen Anwendung des Hypophysenpulvers, hat das Gewicht noch weiter abgenommen. Im Ganzen betrug die Gewichtsabnahme $8\frac{1}{2}$ kg, — von 54 auf $45\frac{1}{2}$ kg. Der Umfang der Taille ist von 1,15 m auf 0,80 m gesunken. Der Nystagmus ist seitdem auch schwächer geworden. Die Behandlung wird noch fortgesetzt; sie wird auch auf den jüngeren 7jährigen Bruder ausgedehnt, dessen Gewicht jetzt 45 kg beträgt. Auch werden sorgfältige Harnanalysen ausgeführt werden, um zu eruiiren, welche quantitative und qualitative Veränderungen während dieser rapiden Abmagerungen vor sich gehen. Ich werde also noch Gelegenheit haben, auf diese Fälle zurückzukehren.

Jetzt aber ist es schon möglich, das grosse physiologische Interesse des erzielten Erfolges hervorzuheben. Der günstige Einfluss, welchen das Hypophysenpulver auf die seit neun Jahren an-

haltenden heftigen Kopfschmerzen und den arhythmischen Puls ausgeübt hat, sprechen in ganz eindeutiger Weise dafür, dass die wirksamen Substanzen der Hypophyse auf die Regulirung der Circulation im Gehirn einen mächtigen Einfluss auszuüben vermögen. Sie unterstützen also in hohem Grade die mechanische Rolle der Hypophyse, die ich schon aus den physiologischen Versuchen erschlossen habe. Bei der zwölfjährigen Dauer der Krankheit ist wohl anzunehmen, dass dieses Organ, wenn nicht vollständig zerstört, so doch wenigstens längst ausser Stande gesetzt wurde, seine physiologischen Leistungen auszuüben. Die Einführung der normal von demselben producirt Substanz konnte also nur durch die Beeinflussung der Herz- und Gefässnerven die Hirncongestion vermindern und die Circulations- und Druckverhältnisse in der Schädelhöhle bessern. Dass sie dies, wie in unseren Versuchen, durch Vermittelung der Vagi erzielt hat, erscheint nach der Art der Pulsveränderung sehr wahrscheinlich: in der That ist der frequente kleine Puls (90 in der Minute) durch einen langsameren (80 in der Minute), volleren und regelmässigeren ersetzt worden, die Arhythmie ist geschwunden.

Die Abschwächung des Nystagmus mag wohl auch auf die Abnahme des Hirndrucks zurückgeführt werden. Schwieriger lässt sich die Verstärkung der Oxydationsprocesse im Körper unter dem Einflusse des Hypophysins deuten. Man hat es hier natürlich mit einer analogen Wirkung wie beim Jodothyrim zu thun. Worauf beruht aber dieselbe? Ist es möglich, die eingreifende Beeinflussung des Stoffwechsels allein auf die Veränderungen in der Blutcirculation zurückzuführen, oder handelt es sich um directe trophische Wirkungen? Und handelt es sich im letzteren Falle um eine Intervention in die chemischen Processe selbst oder nur um die Instandsetzung der trophischen Nervencentra im Gehirn? Eine Entscheidung unter diesen Möglichkeiten zu treffen, wird wohl vorläufig nur auf indirectem Wege möglich sein, nämlich durch das Studium der Ausscheidungen unter dem Einflusse der verschiedenen den Stoffwechsel befördernden Substanzen. Wie bei Fütterung der Thiere mit Schilddrüsenpräparaten, so wurde auch bei dem acromegalen Knaben durch Einführung von Hypophysenpulver die Diurese bedeutend gesteigert. Die täglichen Harnmengen stiegen ganz gewaltig. Nach den Untersuchungen von Schöndorff¹⁾, ausgeführt unter der Leitung von Pflüger

1) Dieses Arch. Bd. 63 u. 67.

werden unter dem Einflusse der Schilddrüsenfütterung die ausgeschiedenen Stickstoffmengen vergrößert, nach denen von A. v. Eecke¹⁾ — die der Phosphate vermindert.

Sollte es sich herausstellen — wie ich einigen Grund habe zu vermuthen —, dass unter dem Einflusse der Hypophysenpräparate sich im Gegentheil die Mengen der ausgeschiedenen Phosphate steigern, so würde dies zu Gunsten directer trophischer Wirkungen dieser Substanzen sprechen. Da die Blutcirculation von Jodothyryn und Hypophysin im gleichen Sinne beeinflusst wird, so läge kein Grund vor, warum die nämlichen Circulationsveränderungen in gewisser Richtung entgegengesetzte Effecte im Stoffwechsel erzeugen sollen.

Die genaueren Harnanalysen bei den acromegalen Patienten, sowie gleichzeitig an Thieren angestellte Fütterungsversuche werden mir hoffentlich nächstens über diese Verhältnisse genauere Aufklärungen bringen.

Vorläufig möchte ich hier noch auf eine interessante Untersuchung über die Beziehungen der menschlichen Hypophyse zur Schilddrüse aufmerksam machen, welche unlängst von Dr. Comte in Stilling's²⁾ pathologischem Institut ausgeführt wurde. Dieselbe bestätigt auch in vollem Maasse den Zusammenhang zwischen den Erkrankungen der Schilddrüse und denen der Hypophyse, auf die ich so oft bei meinen Versuchen an Berner Thieren aufmerksam gemacht wurde. Unter seinen Beobachtungen befinden sich zwei, welche für meine Theorie der Functionen dieser Drüsen von besonderem Interesse sind. Comte constatirte, dass die Hypophyse in der Schwangerschaftsperiode oft Hypertrophieen und Hyperplasieen zeigt. In meiner Untersuchung über die Functionen der Schilddrüsen³⁾ habe ich schon die alte Beobachtung der Aerzte, dass während der Menstruation und der Schwangerschaft häufig Anschwellungen dieser Körper beobachtet werden, zu Gunsten ihrer Rolle als Schutzorgane des Gehirns gegen gefährlichen Blutandrang verwerthet. Dass ähnliche Störungen unter den gleichen Umständen auch in der Hypophyse vorkommen, kann daher als neuer Beweis

1) Arch. internation. de Pharmacodyn. IV.

2) Travaux de l'Institut pathologique de Lausanne. Heft 2. Jena. 1898.

3) Beiträge zur Physiologie der Schilddrüse etc. S. 92. Bonn. Emil Strauss. 1898.

gelten, dass dieses Organ mit der analogen Rolle, wie die Schilddrüsen, betraut ist.

Die starke Entwicklung der Hypophyse in den ersten Lebensjahren habe ich durch die Nothwendigkeit zu erklären gesucht, dem jungen Gehirn während des Wachstums sorgfältigen Schutz zu gewähren. Nun hat Comte bei Personen, die das 50. Jahr überschritten haben, keine einzige normale Hypophyse finden können¹⁾, — wenn die Individuen an Degenerationen der Schilddrüsen litten. Es wäre interessant zu eruiren, ob auch bei gesunden Schilddrüsen die Hypophyse bei älteren Personen an Leistungsfähigkeit abnimmt; dies würde zu deren geringer Widerstandsfähigkeit gegenüber plötzlichen Gehirngestionen bedeutend beitragen.

1) l. c. S. 173.

(Aus dem thierphysiol. Institut der königl. landw. Hochschule zu Berlin.)

Zur Kenntniss des Stoffwechsels der Fische.

Von

Karl Knauth.

Es ist wohl im Wesentlichen aus rein technischen Gründen zu erklären, dass die Stoffwechseluntersuchungen an Kaltblütern bisher in erster Linie die Respiration berücksichtigt haben, während man beim Warmblüter mit Vorliebe den Harn zum Gegenstand der Untersuchungen gemacht hat. Die so entstandene Lücke in unserem Wissen über den Stoffwechsel der Kaltblüter suchte ich durch eine Reihe von Untersuchungen des Harns und Kothes bei Fischen zu ergänzen. — Ein Theil der erhaltenen Resultate wurde bereits im vorigen Jahre von Herrn Prof. Zuntz, der mich auch bei Ausführung der hier mitzutheilenden Versuche fortdauernd unterstützt hat, in einem Vortrage mitgetheilt¹⁾ und inzwischen von mir ausführlich in der „Zeitschrift für Fischerei“ 1897, No. 5 und 6, und 1898 No. 2 publicirt. — Wegen der angewendeten Methoden verweise ich auf letztere Quelle.

Inzwischen habe ich die Versuche nach verschiedenen Richtungen weiter geführt, vor allen Dingen aber durch gleichzeitige Untersuchung der Respiration, des Harns und Kothes ein vollständiges Bild des Stoffumsatzes beim Kaltblüter, was meines Wissens bisher fehlte, gewonnen. — Der dabei benutzte Respirationsapparat, welcher dem von Jolyet und Regnard²⁾ im Princip ähnelt, wird später von Prof. Zuntz mit den Belegen für die Genauigkeit seiner Arbeit beschrieben werden. Hier möchte ich nur so viel erwähnen, dass alle älteren nach dem gleichen Princip ausgeführten

1) Siehe Verhandlungen der Phys. Gesellsch. zu Berlin 1897—1898, Nr. 1, 2, 3, 4, S. 12—17.

2) Jolyet et Regnard, Arch. de Physiol. norm. et pathol. (2) vol. 4 p. 44. 1877.

Respirationsversuche mit einem Fehler von wechsellender Grösse behaftet sind. In Wasser, welches durch Fischexcremente und Nahrungsreste verunreinigt ist, findet, wie ich gezeigt habe, durch Gährung und Fäulnisprocesse ein sehr erheblicher Sauerstoffverbrauch und eine noch grössere Kohlensäureproduction statt. Diese Processe können an Intensität die Athmung der Fische erreichen und sogar übertreffen¹⁾. Ich gebe zunächst einige an hungernden Karpfen gewonnene Resultate in Tabelle I.

In vorstehender Tabelle ist der Energieumsatz des Karpfens aus den direct gewonnenen Daten in der Weise berechnet worden, wie dies Prof. Zuntz in der Arbeit über den „Stoffwechsel des Hundes bei Muskelarbeit“²⁾ angibt. Die exacte Grundlage für diese Rechnung beabsichtige ich durch chemische und kalorimetrische Analysen des Körperfleisches, des Harnes und Kothes der Fische zu gewinnen. Als erste Annäherung genügt aber gewiss die auf die Analogie mit dem Warmblüter gestützte Rechnung, da der Harn, wie beim Säugethier, die Hauptmenge des N in Form von Harnstoff enthält und das Verhältniss der Ausscheidung von Stickstoff im Hungerkoth und Hungerharn ebenfalls dem bei Säugethieren bekannten nahekommt. — Auffallend erscheint der sehr hohe Antheil der N-haltigen Gewebe am Stoffwechsel des Hungerthieres. Für den Menschen hatten die Versuche an Cetti³⁾ ergeben, dass die Energieentwicklung aus Eiweiss und Fett am zehnten Hungertage im Verhältniss von 1 : 4,6 stand; bei Breithaupt³⁾ überwog das Fett noch mehr, und ebenso in fast allen vom Hunde vorliegenden Versuchen. In Rubners⁴⁾ Versuchen an hungernden Kaninchen hat das Eiweiss einen grösseren Antheil am Gesamtstoffwechsel, indem die Verhältnisszahl, beispielsweise bei Kaninchen 2, am vierten Hungertage 1 : 2,34 beträgt. — Von den hier vorliegenden Versuchen zeigt der erste (am zweiten Hungertage) das Verhältniss 1 : 1,38, der vom 8./9. August (also vom siebenten Hungertage) das Verhältniss 1 : 0,80. Dementsprechend ist auch die Gewichtsabnahme der Thiere sehr bedeutend. Der Gesamtenergiewerth der in 24 Stunden umgesetzten Körpersubstanz

1) Biologisches Centralblatt Bd. 18 Nr. 22 Tab. I. Erlangen 1898.

2) Dieses Archiv Bd. 68 S. 201 ff.

3) Virchow's Archiv Bd. 181. Supplement.

4) Max Rubner, Zeitschrift für Biologie Bd. 17 S. 214.

Tabelle I. Stoffwechselversuche an hungernden Karpfen.

Datum	Temperatur Celsiusgrade	Anzahl und Schwere, Rasse der Thiere	Alter der Thiere Jahre	Product pro kg und 24 Stunden mg N			Pro kg und 24 St.		R. Q.	Energieumsatz pro kg und 24 Stunden in Calorien			Zahl der Hungertage
				im Wasser	im Koth	total	O verbraucht ccm	CO ₂ productirt ccm		aus Eiweiss	aus N fr.	insgesamt	
4. August	17,4—19,2	4 Peitz = 827 g	2 1/2	265,9	15,0	280,9	3719	2806	0,757	7216	9919	17 135	2
7. " "	18,6—19,2	789 g	2 1/2	248,3	11,2	259,5	3649	2684	0,735	6739	9984	16 723	5
8./9. " "	18,8—20,9	772 g	2 1/2	351,3	11,2	362,5	3833	2938	0,766	9984	8092	18 016	7
16. August	19,6—22,9	3 Peitz = 387 g	1 1/2	317,3	14,3	331,6	3700	2730	0,738	8612	8261	16 873	14
19. " "	18,4—21,6	3 " = 334 g	1 1/2	306,8	14,0	322,8	3626	2654	0,732	8389	8444	16 833	17

Tabelle II A. Einfluss der Temperatur auf den Eiweisszerfall beim Hungerthier. Einsömmrige Peitzer Karpfen.

Temperatur Celsiusgrade	Dauer des Hungers a. Beginn d. Versuches tages	Gewicht der Thiere pro Stück g	N-Ausscheidung in mg pro kg und 24 Stunden		
			im Harn	im Koth	total
14	4	30—45	189,0	23,4	212,4
14	5	"	191,0	20,5	211,5
14/15	7	"	196,0	14,5	210,5
15	8	"	220,8	15,6	236,4
15	6	"	230,0	17,2	247,2
15/16	9	"	245,8	11,3	257,1
16,5	10	"	290,0	8,4	298,4
18/19	11	"	295,8	6,3	302,6
19	12	"	330,2	7,0	337,2
19/20	6	33—50	360,8	21,2	382,0
19/20	5	"	356,0	18,6	374,6
21	7	"	404,4	16,4	420,8
21/22	4	"	430,2	29,2	459,8
21/22	9	"	445,1	11,8	456,9
23	8	"	500,0	12,6	512,6

20. bis 26. Juni	22	4	31—48	498,0	36,0	534,0	Nach derselben Fütterung beginnt der Versuch am 3. Hungertage
	22	9	"	502,4	28,8	526,2	
22/23	7	"	"	530,0	92,7	562,7	
22/23	3	"	"	550,8	95,2	586,0	
22/23	8	"	"	550,0	24,0	574,0	
23/24	6	"	"	624,9	28,5	652,4	

Tabelle II B. ZweI- und dreisömmrige Peitzler Karpfen.

12. bis 17. Mai	14	5	140—180	108	18	126	Die Thiere waren aus Friedrichshagen bezogen und nach 4 tägigen Hungern in den Versuch genommen worden
	14,5	6	"	107	18	125	
	15	7	"	120	16	136	
15/16	9	"	"	131	14	145	
28. Mai bis 5. Juni	17	8	"	166	14	180	Nach einer Fütterung mit Fleisch- und Reismehl am 4. Hungertage Versuch begonnen
	16,5	4	149—184	147	20	167	
	16,5	5	"	136	18	154	
	15,5	6	"	190	15	145	
	17	8	"	169	17	186	Nach einer Fütterung mit Fleisch- und Reismehl am 5. Hungertage Versuch begonnen
	19	7	"	208	17	225	
	19,5	9	"	235	16	251	
	20	10	"	259,0	16	270	
18. bis 25. Juni	20	11	"	246,0	15	246	Nach einer Fütterung mit Fleisch- und Reismehl am 3. Hungertage Versuch begonnen
	17,0	5	145—183	168,0	18	186	
	19,0	6	"	213,0	18	231	
	20	9	"	264,0	16	280	
	21	10	"	256,0	18	274	
	21	7	"	264,2	18,4	282,6	
	21,5	8	"	299,5	16,2	315,7	
	22	11	"	373,0	18,4	391,4	
6. bis 15. Juli	20	9	148—186	263,0	17,4	280,4	
	21	4	"	271,0	16,9	287,9	
	22	5	"	355,0	16,0	371,0	
	22	12	"	374,4	17,0	391,4	
	22	13	"	383,0	15,1	398,1	
	22,5	8	"	375,0	16,0	391,0	
	22,5	10	"	385,5	14,8	400,3	
	23	6	"	405,0	16,4	421,4	
	23	7	"	388,0	18,0	401,0	
	23	11	"	404,9	14,0	418,9	
	24	9	"	666,0	15,0	681,0	

beträgt 17—18 Cal., während er beim hungernden Menschen etwa 26, beim hungernden Kaninchen 52 Cal. beträgt.

Da der Eiweissumsatz beim Karpfen einen so erheblichen Bruchtheil der Energieentwicklung deckt, dürfen wir bei ihm mit grösserem Rechte als beim Warmblüter aus dem N-Umsatz Schlüsse auf den gesammten Stoffwechsel ziehen. Wir werden nicht verfehlen, die Berechtigung dieser Schlüsse noch weiter durch Respirationsversuche zu controlliren. In allen Versuchen zeigt sich die Grösse der 24stündigen Stickstoffausscheidung abhängig von der Temperatur. Wir geben zum Beweise hierfür die Tabellen II A, B. S. 492 und 493. Die einzelnen Versuchsreihen sind stets nach aufsteigender Temperatur geordnet und zeigen ein fast vollkommen regelmässiges Ansteigen der N-Ausscheidung mit dieser. In der dritten Columne ist die Dauer des Hungerns angegeben. Man erkennt leicht, dass dieselbe bei kurzen Perioden keinen wesentlichen Einfluss auf den Eiweissumsatz hat. — Schon bei Vergleich von Tab. II A und B tritt uns deutlich die Thatsache entgegen, dass die jüngeren, kleineren Thiere bei gleicher Temperatur einen sehr viel höheren N-Umsatz haben, als ältere, grössere. Um diese Erscheinungen weiter zu studiren, wurden die in Tab. II C zusammengestellten Versuche derart ausgeführt, dass drei Kategorien verschieden grosser Karpfen neben einander bei gleicher Temperatur beobachtet wurden. Auffallend ist, dass nicht die grössten, sondern mittelgrosse Thiere (Rub. b) den geringsten N-Umsatz zeigten.

Tabelle II C.

Einfluss der Körpergrösse auf den Stickstoffumsatz hungernder Karpfen.

Datum	Temp. Celsius- grade	N-Ausscheidung durch Harn und Koth pro kg und 24 Stunden		
		a) 3—4 sömmerige Karpfen 2 Stück — 1637 g	b) 2 sömmerige Karpfen 11 Stück — 1371 g	c) 1 sömmerige Karpfen 6 Stück — 96,8 g
10. Nov.	12—13,5	249,8	174,5	497,8
11. "	13—12	173,5	91,1	287,0
12. "	12,5—12	103,9	63,8	252,8
13. "	12,5—12	120,8	68,9	363,0
14. "	13—14	260,4	176,4	490,2
15. "	12,5—12	129,8	62,9	262,4

Die Karpfen waren bis 1 Tag vor Beginn des Versuches in den Teichen der Biologischen Station „Müggelsee“ gehalten worden. Sie

befanden sich während des Versuches im geheizten Zimmer des Institutes, a und b stammten aus Peitz, c waren als Brut von Hübner-Thalmühle bezogen.

Was den Stoffwechsel bei gefütterten Thieren betrifft, so konnten wir zunächst durch eine ganze Reihe von Respirationsversuchen eine erhebliche Steigerung des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung gegenüber dem Stoffumsatz der Hungerthiere nachweisen. — In Bezug auf die Abhängigkeit des N-Umsatzes von der Ernährung konnten wir die für den Warmblüter festgestellten Gesetze auch hier wieder finden. Wie schon in dem Vortrage von Zuntz erwähnt wurde, sinkt bei einseitiger Zufuhr von Kohlehydraten der N-Umsatz unter den Hungerwerth. Einen weiteren Beleg hierfür liefert die nachfolgende Tab. III. Die darin aufgeführten Hungerwerthe sind der Durchschnitt mehrerer Bestimmungen, welche an denselben Thieren theils vor, theils nach der Kohlehydratperiode in kurzen Hungerreihen ausgeführt sind.

Tabelle III A.

Kohlehydratfütterung nach reichlicher Fleischmehlfütterung.

2sömmrige Galizier nicht geschlechtsreif			2sömmrige Peitzer nicht geschlechtsreif		
Temperatur Celsiusgrade	ausgeschied. incl. Koth mg N pro kg und 24 Stunden bei reiner Kohlehydratfütterung	im Hunger	Temperatur Celsiusgrade	ausgeschied. incl. Koth mg N pro kg und 24 Stunden bei reiner Kohlehydratfütterung	im Hunger
18,0	180	198	18,0	190	212
18,5	189	218	18,5	180	222
19,5	217	250—298	19,5	208	251
20,0	248	298	20,0	258	280
20,5	252	308	20,5	256	280
21,0	260	332	21,0	250	288
Verfüttert 120 g Roismehl = 107,6 g Trbz. ¹⁾ u. Fleischasche			Verfüttert 120 g Roismehl = 107,6 g Trbz. ¹⁾ u. Fleischasche		
wiederverhalten 22,2 „ „			wiederverhalten 19,2 „ „		
mithin verbraucht u. verw. 85,4 g Trbz.			mithin verbraucht u. verw. 88,4 g Trbz.		
Gewichtszunahme . . 4 g			Gewichtszunahme . . 3,8 g		

Andere derartige Versuche, namentlich wenn sie an solchen Thieren angestellt wurden, die vorher kurze Zeit gehungert hatten oder schlecht ernährt worden waren, zeigten noch eine andere

1) Bei den Verfütterungen von Kohlehydraten wurde stets das in's Wasser übergegangene Material nach der Maercker'schen Vorschrift invertirt, die Reduction nach Fehling oder Allihn bestimmt und auf Traubenzucker berechnet.

wichtige Thatsache, dass nämlich die Verdauung gekochter Stärke, wenn kein Eiweiss mit der Nahrung verabreicht wird, bei jüngeren Karpfen von Tag zu Tag sich verschlechtert, so dass schliesslich im Koth die ganze Menge der verfütterten Kohlehydrate wiedergefunden wurde. In diesen Fällen hatte natürlich auch die Stärkemehlfütterung keine Eiweissersparniss im Gefolge, die N-Ausscheidung im Harn blieb zwar ziemlich der des Hungerzustandes gleich, dagegen wurden durch den Koth bis zu zehn Mal grössere Stickstoffmengen ausgeschieden. Der Koth erwies sich in diesen Fällen sehr reich an Gallenbestandtheilen, so dass das Wasser der Aquarien in kurzer Zeit eine grüne Färbung annahm.

Tabelle III B.

Kohlehydratfütterung mit geschlechtlich nicht entwickelten
2sömmrigen Peitzer Karpfen.

Temperatur Celsiusgrade	Verfüttert g Substanz	Wiedererhalten resp. ausgeschieden			Im Hunger ausgeschied. per kg und 24 St. mg N
		g Trbz.	mg N		
			insgesamt	pro kg u. 24 St.	
19	10	7	206	174	245
19/20	12,5	12	360	307	250
19	20	14	288	246	245
19/20	20	18	389	338	250
19/20	27,5	24	484	480	250
20	30	26	482	484	280
	Koth:	6	962		
		107.0	3171		

Verfüttert 120 g Reismehl = 107,6 g Traubenzucker,
Wiedererhalten = 107,0 g Traubenzucker.

Gewicht der Thiere Anfang 1186 g.
" " Ende 1108 g.
Abnahme 78 g.

Bemerkenswerth ist, dass das vollständige Aufhören der Kohlehydratverdauung in diesen Fällen keineswegs mit einem Schwund des diastatischen Fermentes in den Verdauungsdrüsen einhergeht. So saccharificirten wiederholt 5 g des Hepatopankreasbreies und der Darmschleimhaut von den in Folge einer derartigen Fütterung verendeten Karpfen in 15 Minuten 200 ccm einer 5procentigen Stärkelösung ebenso vollständig wie die von gesunden Thieren gewonnenen Controlpräparate.

Nur bei älteren, geschlechtsreifen Thieren zeigte sich die Verdauung der Kohlehydrate unabhängig von der gleichzeitigen Eiweisszufuhr. Zwei Gruppen solcher Thiere wurden in Parallelversuchen vom 10. Juni bis 21. September ausschliesslich mit Reismehl gefüttert. Dasselbe wurde andauernd gut verdaut und in den Fällen, in denen die Bestandtheile der Fleischasche zugesetzt wurden, sogar regelmässig eine Gewichtszunahme erzielt. — Ich möchte glauben, dass die Thiere in diesem Falle den sich rückbildenden Genitalorganen ihren Eiweissbedarf entnehmen.

Bei zweisömmrigen, nicht geschlechtsreifen Karpfen genügte eine Zugabe von 13,5 g Eiweiss auf 100 g Reismehl, also ein Nährstoffverhältniss von 1:7, um eine richtige Aufnahme von Kohlehydraten zu ermöglichen, die Verdauung normal zu gestalten und den N-Umsatz trotz des Stickstoffgehaltes der Nahrung unter den Hungerwerth herabzudrücken.

Tabelle IV.

Fütterungsversuch mit geschlechtlich nicht entwickelten 2 sömmrigen Karpfen des Peitzer Schlages.

Gewicht der Thiere anfangs 1120, Ende 1150 g.

Temperatur Celsius- grade	Verfüttert g Substanz	Wiedererhalten		Ausgeschieden mg N.		
		g Fett	g Trbz.	pro 24 St.	pro kg und 24 St. bei d. Fütt.	im Hunger
18,5	20	—	6	212,8	190	222
19,5	20	—	5,4	237,4	212	250
19,5	20	—	4,6	266,7	236	250
20	20	—	3,8	260,4	230	280
20	20	—	5,8	307,8	270	280
21	20	—	6,3	293,2	255	288
21	20	—	6,4	310,6	270	288
	Koth:	1,42	20,0	221,0		
	Sa. wieder	1,42 g	58,3 g	2110,0 g		

Verfüttert 107,6 g Trbz., 2,60 g N, 3,57 g Rohfett; ausserd. Fleischasche } Gewichtszu-
 Wiedererhlt. 58,3 „ „ 2,11 „ „ 1,42 „ „ } nahme 30 g.
 49,3 g Trbz., 0,49 g N, 2,15 g Rohfett verworthen.

Bei Einsömmrigen muss der Eiweissgehalt der Nahrung ein noch höherer sein, etwa 1:3, um eine ordentliche Verwerthung der Kohlehydrate zu erzielen, wobei, wie Tab. V zeigt, der N-Umsatz die Hungerwerthe übersteigt.

Tabelle V.

Versuch mit fünf einsömmrigen Peitzser Karpfen = 307 g schwer.

Futter: 30 g Fleischmehl, 60 g Reismehl und 4 g Fleischasche.

Temperatur Celsius- grade	Verfüttert g Substanz	Wiedererhalten		Ausgeschieden g N pro 24 Stund.		
		g Aether- lösliches	g Trbz.	im Ganzen	pro kg	
					b. d. Fütter.	im Hunger
19	18	—	8,0	0,386	1,260 g	0,337
19/20	18	—	6,02	0,372	1,200 "	0,382
19/20	18	—	5,23	0,261	0,842 "	0,375
20/21	18	—	4,06	0,284	0,916 "	0,420
20	18	—	3,13	0,284	0,905 "	0,398
	Koth	1,54	10,20	1,625		
Wiedererh. inages.		1,54	36,64	3,212		
Verfüttert . . .		4,28	55,20	3,770 + 0,8 g Fleischasche pro die.		

2,74 g Fett, 18,56 g Traubenzucker, 0,558 N verworthen.

Zunahme 17,4 g. (Dieser Versuch schliesst sich an den in Tabelle VII B registrierten bei gleicher Fütterung, aber ohne Fleischasche, an.)

Ebensowenig wie allzu einseitige Kohlehydratfütterung verträgt der Karpfen reine Eiweisszufuhr in der Nahrung. Bei ausschliesslicher Fleischmehlkost trat stets sehr bald Durchfall ein; versuchte man diese Ernährung zu forciren, so gingen die Thiere zu Grunde.

Von grösster Wichtigkeit erwies sich neben der richtigen Mischung der organischen Futterbestandtheile, welche im Allgemeinen bei jüngeren Thieren mehr Eiweiss enthalten müssen, als bei älteren, die genügende Zufuhr von Mineralstoffen. Sobald ein solcher in der Nahrung fehlt, machten sich einerseits Störungen in der Verdauung, andererseits vermehrter Eiweisszerfall geltend¹⁾. Zum Beleg für letzteres gebe ich Tabelle VI, welche zeigt, dass bei einem in Bezug auf organische Stoffe richtig gemischten Futter die Beigabe von Fleischasche die N-Ausscheidung durch Harn und Koth erheblich herabsetzt.

(Siehe Tabelle VI nächste Seite.)

Die Bedeutung der Mineralstoffe für die Verdauung, speciell der Kohlehydrate, illustriert Tabelle VII, welche zeigt, dass ein und dieselben Thiere, welche in Folge der vorhergehenden, zu eiweissarmen Ernährung schlecht verdauten, bei einer günstigen Futter-

1) Vgl. die analogen Ergebnisse von Kemmerich beim Warmblüter. Dieses Archiv Bd. 2 S. 76.

Tabelle VI. Zweisömmrige Peitzzer Karpfen = 1421 g.

Futtermischung 50% Liebig'sches Fleischmehl und 50% Maismehl.

A) ohne Asche.

B) mit 0,5 g Fleischasche pro die.

Temperatur Celsius- grade	g N		Temperatur Celsius- grade	g N	
	ausgeschied. im Harn	pro kg u. 24 Stdn. im Koth insgesamt		ausgeschied. im Harn	pro kg u. 24 Stdn. im Koth insgesamt
19—20	0,600	0,264 insgesamt pro kg	19—20	0,462	0,223 insgesamt pro kg
19—20	0,682		20—21	0,642	
20—21	0,734		20—21	0,580	
21	0,764		21	0,594	
21—22	0,854		21/22	0,564	
20—21	0,764		20/21	0,464	
insges. 4,622 g N pro kg wiedererhalten, Verfüt. 4,680 g N pro kg.			insges. 3,529 g N pro kg wiedererhalten, Verfüt. 4,680 g N pro kg.		
Zunahme 2 g.			Zunahme 12 g.		

mischung von Tag zu Tag bei Zugabe von Fleischasche die Kohlehydrate besser verdauten. Mit der besseren Verwerthung der Kohlehydrate ging eine erhebliche Ersparniss bezw. Ansatz von Eiweiss Hand in Hand, wie Columnne 2 der Tabelle VII A zeigt. Als dann bei gleichbleibender Ernährung in VII B die Mineralstoffe entzogen wurden, stieg die Menge der unverdauten Stärke und ebenso die des ausgeschiedenen Stickstoffs von Tag zu Tag, um bei erneuter Zugabe der Mineralstoffe in der gleichen Weise wieder zu fallen, wie Tabelle V, welche zeitlich sich unmittelbar an VII b anschliesst, zeigt.

Tabelle VII.

Fünf einsömmrige Peitzzer Karpfen = 301 g.

Fütterung 30 g Fleischmehl und 60 g Reismehl = 3,77 g N, 4,28 g Rohfett, 55,2 g Trbz.

A) Mit Fleischasche.

Temperatur Celsiusgrade	mg N ausgesch. ins Wasser	g Fett wiedererhalten	g Trbz. wiedererhalten
19,0	358	—	8,0
20—21	379	—	4,6
19/20	348	—	5,4
19/20	276	—	3,6
19	192	—	1,4
im Koth	2,002	2,89	11,4
Sa.	3,55	2,89	34,4 wiedererhalten.
	3,77	4,28	55,2 verfüttert.
0,22 g N, 1,39 g Fett, 20,8 g Trbz. verw. resp. verbr. Zunahme 6 g.			

B) Ohne Fleischasche.

Temperatur Celsiusgrade	mg N ausgesch.	g Fett wiedererhalten	g Trbz. wiedererhalten
19,0	262	—	2,40
19/20	287	—	2,40
19/20	387	—	6,80
19/20	376	—	8,08
20/21	416	—	8,06
im Koth	2,100	2,50	16,84
Sa.	8,788	2,50	44,58 wiedererhalten.
	3,77	4,28	55,20 verfüttert.

— 0,018 g N, 1,78 g Fett, 10,62 g Traubenz. verw.

Zunahme \pm 0 g. (Hieran schliesst sich Tab. V.)

Für die im Vorstehenden aufgedeckten Eigenthümlichkeiten des Stoffwechsels der Fische: den hohen Antheil der Eiweisskörper am Gesamtumsatz, den mächtigen Einfluss der Temperatur auf den Eiweissumsatz, die Bedeutung der Mineralstoffe der Nahrung für Assimilation und Verdauung, gedenke ich demnächst noch umfanglichere Beläge zu bringen.

Die Accommodation des Auges bei den Amphibien.

Von

Dr. Theodor Beer,

Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität Wien.

(Mit 14 Textfiguren.)

Einleitung.

Die in der Literatur vorliegenden Angaben über die Accommodationseinrichtungen der Amphibienaugen sind sehr dürftig.

Milne-Edwards¹⁾ sagt: „Le muscle tenseur de la choroïde paraît manquer chez les Batraciens . . .“ Leuckart²⁾ sagt: „Für die nackten Amphibien (Frösche, Tritonen) ist die Anwesenheit von Muskelfasern im Ligamentum ciliare sehr zweifelhaft . . . Die Frösche und Salamander scheinen des Ciliarmuskels und überhaupt des Accommodationsapparates zu entbehren.“

Hingegen gibt Carrière³⁾ an: „Der Ciliarkörper trägt bei den ungeschwänzten Amphibien auf der Rückseite zahlreiche radiäre Falten und ist mit der Sklera durch einen kleinen Muskel (an Stelle des Ligamentum pectinatum) verbunden.“ Wiedersheim⁴⁾ sagt vom Auge der Amphibien: „Nicht nur die Iris besitzt eine wohl ausgeprägte glatte Musculatur, sondern es ist auch zwischen Sklera und den Ciliarfortsätzen . . . ein eigentlicher, wenn auch nur schwacher Muskel mit Sicherheit nachgewiesen.“ Diesen Muskel beschreibt für das Froschauge H. Virchow⁵⁾ folgendermaassen: „Er hat eine Länge von 0,25 mm und eine etwa um das Zehnfache

1) Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée t. 12. Paris 1876.

2) Organologie des Auges in Gräfe-Sämisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde Bd. 2. Leipzig 1876.

3) Die Sehorgane der Thiere. Leipzig 1885.

4) Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1893.

5) Ueber den ciliaren Muskel des Frosches. Archiv für Physiologie 1885.

kleinere Dicke in einem Auge, dessen Achse 9,5 mm, dessen Linse 6,15 mm im langen Durchmesser und 5 mm in der Achse misst. Er besteht aus dicht aneinander liegenden glatten Muskelfasern mit Kernen und ist vorne an die Sklera, hinten an die Chorioidea so befestigt, dass er die Richtung eines Tensor chorioideae hat. Vom Ligamentum pectinatum ist er durch einen Spalt, den Fontana'schen Canal getrennt.“

Ueber die Function der Accommodation im Amphibienauge ist meines Wissens nichts bekannt geworden. Eine einzige — negative — Angabe finde ich bei Hirschberg¹⁾, welcher sagt, dass dem Frosch „jede Spur jener accommodativen Aenderung der Linsenwölbung fehlt, die wir beim Menschen so bequem objectiv nachweisen können . . . Das Froschauge hat, wie die Untersuchung mit dem Augenspiegel lehrt, dieselbe Refraction vor wie nach der Atropin- bzw. Eserin-Einträufelung. Nach dem Anatomen fehlt dem Froschauge der Ciliarmuskel. Uebrigens ist seine Krystalllinse ziemlich hart, fast kugelig und füllt den grössten Theil des Bulbusraumes aus; folglich ist jede stärkere accommodative Schwankung der Linsenform fast auszuschliessen.“

Von vornherein möchte es nicht unwahrscheinlich sein, dass vielen Amphibien die Accommodation des Auges fehlt, weil dieses Organ hier auch in mancher anderen Hinsicht nicht so hoch entwickelt ist wie bei den meisten übrigen Wirbeltieren, weil das Auge oft klein, bei manchen Arten (Höhlenbewohnern) ganz rudimentär, die Iris träge, die Pupille im Licht meist eng, die Netzhautmosaik durchaus nicht besonders fein ist. Dem steht allerdings die Erwartung gegenüber, dass Thiere, die durch ihre Lebensweise angewiesen wären, in Luft und Wasser gleich scharf zu sehen, eine besonders ausgiebige Accommodation besitzen sollten, schon um in beiden Medien für die gleiche Entfernung, geschweige denn für verschiedene, ihr Auge einstellen zu können.

Hochgradige Kurzsichtigkeit in Luft würde allerdings ohne besondere Accommodation bloss durch den Wegfall der Hornhautbrechung im Wasser corrigirt werden und umgekehrt hochgradige Hypermetropie in Wasser durch das Inkrafttreten der Hornhautbrechung in Luft. Gerade diese Möglichkeiten sind aber, wie ich

1) Zur Dioptrik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. Archiv für Physiologie 1882.

zeigen werde, nicht realisiert, würden auch wieder enorme Accommodationsbreiten für das primäre Medium erfordern.

Aus dem Vorhandensein oder Fehlen des Ciliarmuskels allein, auch aus negativen Befunden nach Atropinisierung und Eserinisierung kann ein absolut sicherer Schluss auf die Accommodation nicht gezogen werden. Der Mensch hat Ohrmuskeln und ein Platysma und kann doch Ohren und Haut für gewöhnlich nicht bewegen; Fische haben keinen Ciliarmuskel und können doch — mit Hilfe einer ganz anderen Einrichtung — accommodiren; der Presbyop hat einen Ciliarmuskel und kann doch nicht accommodiren. Die Gifte könnten im Amphibienauge unwirksam sein. . . . Entscheidend für die Frage ist der Nachweis von Aenderungen der Einstellung, eventuell der Linsenkrümmung oder des Linsenortes am lebenden Thiere resp. am überlebenden Auge.

Den grössten Theil der Experimente und der anatomischen Untersuchungen, über die ich im Folgenden berichte, konnte ich im physiologischen Institute der Wiener Universität ausführen, wofür ich Herrn Prof. Exner besten Dank sage.

I. Bestimmung der Refraction und

Nachweis von Einstellungsänderungen.

Zur Bestimmung der Refraction bediente ich mich der Untersuchung im aufrechten Bilde und der Skiaskopie, wie ich dies in meiner Arbeit „Die Accommodation des Auges bei den Reptilien“¹⁾ geschildert habe.

Ueber den Augenhintergrund und die Refraction nur einer Species, nämlich des Frosches (*Rana esculenta*), liegen ausführliche Angaben und zwar von Hirschberg vor. Er fand — für Luft — eine scheinbare Hm. von 5—7,5 D.; zieht man den Tiefenabstand zwischen der mit dem Spiegel betrachteten lichtreflectirenden Sehnervenfaserstrahlung und der lichtpercipirenden Mosaikschicht der Netzhaut in Betracht, so ergibt sich Myopie von mehreren Dioptrien. Hirschberg sagt: „Wollten wir uns einen Augenblick auf den teleologischen Standpunkt stellen, so können wir sagen, dass für den

1) Dieses Archiv Bd. 69 S. 507.

Frosch — schon um seine eigenen Glieder einigermaassen deutlich zu sehen — eine gewisse Kurzsichtigkeit zweckmässiger sei als die Emmetropie, die den Menschen zielt.“

Für Wasser¹⁾ fand Hirschberg den Frosch stark weit-sichtig — Hm. > 16 D.

Diese Befunde kann ich in allen wesentlichen Punkten bestätigen.

Bei den von mir untersuchten Fröschen sah ich gewöhnlich die Vena hyaloïdes mit ca. + 12, die Sehnervenstrahlung mit ca. + 6 — in Luft — deutlich; in Wasser fand ich Frösche — ich setzte sie, um ganz normale Bedingungen zu haben, in ein grösseres Bassin mit dünnen planparallelen Glaswänden — hochgradig hypermetropisch — Hm. > 25 D.; ich musste, trotzdem ich im Spiegel + 18 vorsetzte, fast meine ganze Accommodation aufwenden, um die Hyaloïdegefässe scharf zu sehen.

Die Hm. in Luft ist, wie Hirschberg auseinandergesetzt hat, eine scheinbare; in Wirklichkeit dürften die Thiere in Luft nicht sehr weit von emmetropisch, vermuthlich leicht myopisch sein. Den Werth von 8 D. Myopie, wonach der Fernpunkt in 12 cm Entfernung vom Auge läge, halte ich nach meinen eigenen Untersuchungen für etwas zu hoch, doch hat Hirschberg selbst vorsichtig gesagt: „Wahrscheinlich ist, dass wir dem Froschauge in Luft eine einigermaassen kurzsichtige Refraction zuschreiben müssen; die Netzhautdicke (0,2 mm) kommt schon gegenüber der kurzen Brennweite des Systems ($F_1 \times F_2 = 12$) erheblich in Betracht: so sicher man auch beim lebenden Frosch die Refraction für die Netzhautvorderfläche bestimmen kann, die musivische Schicht, auf welche es hierbei functionell allein ankommt, kann man nicht am lebenden Auge mit dem Spiegel bestimmen“. Aber auf ganz genaue Refraktionsbestimmung kommt es ja hier nicht an, sondern nur ein beiläufiges Urtheil zu gewinnen.

Gegen eine starke Myopie spricht vielleicht auch der Umstand, dass ich beim Frosch keine Accommodation für die Ferne fand, wie ich sie für fast alle Thiere — Cephalopoden und Knochenfische —, die im Ruhezustande unzweifelhaft beträchtlich kurzsichtig sind, nachweisen konnte.

Andererseits scheint eine geringe Kurzsichtigkeit auch aus

1) Um den Einfluss der Hornhautbrechung auszuschalten, wurden dem in Luft befindlichen Thier einige Wassertropfen auf die Cornea geträufelt, darauf ein Deckglasstückchen gelegt.

biologischen Gründen für den Frosch zweckmässig, zwar nicht, „um seine eigenen Glieder einigermaassen deutlich zu sehen“, die er wohl nie betrachtet, wohl aber um seine Nahrung auf Sprungweite zu erhaschen, und dies um so mehr, als ihm, wie ich im Folgenden zeigen werde, eine Accommodation für die Nähe fehlt.

Ganz ebenso wie beim lebenden Thier fand ich die Refraktionsverhältnisse für Luft und Wasser an den Augen des abgeschnittenen Kopfes und ebenso am Bulbus sofort nach der Enucleation.

Sehr willkommen war mir die Gelegenheit, einen amerikanischen Ochsenfrosch (*Rana mugiens*) zu untersuchen, weil hier die Weite der Pupille genauere Betrachtung des Fundus ermöglichte, die Grösse des Auges den aus der Netzhautdicke stammenden Fehler der Refraktionsbestimmung verringerte, ja vielleicht sogar die lichtpercipirende Schicht direct eingestellt werden konnte. (Vgl. Fig. 11 S. 521.)

Das Auge des Ochsenfrosches ist wesentlich grösser als das der *R. esculenta*, ist ihm aber sonst in allen wesentlichen Stücken, Form, Krümmungsverhältnissen, Pupille, Iris, vollkommen ähnlich. Die Papille erscheint als eine längliche, schief — von hinten oben nach vorne unten — gestellte bläulichweisse, stark lichtreflectirende Partie, die durch die weissen Sehnervenfaserausstrahlungen beiläufig stechapfelförmig erscheint. Der Fundus in der Umgebung der Papille bläulich, in der Peripherie mehr röthlich grau. Die Faserstrahlung ist bis weit hinaus in die Peripherie deutlich verfolgbar.

Von oben, nasal- und temporalwärts strömt das Blut in starken, hellrothen Gefässen papillenwärts; diese vereinigen sich zu einem dicken Stamm, der weit nach vorne unten, aber nicht bis an sein Ende verfolgbar ist. Feinere Gefässe erscheinen mit ca. + 7, die Sehnervenstrahlungen mit ca. + 1,0 eine feine, gekörnte — wohl der lichtempfindlichen Mosaik entsprechende Schicht mit ca. — 1 D. in möglichster Schärfe. Also auch hier eine geringe Myopie. An dem unter Wasser getauchten Thier finde ich Hm. > 25 D.; ganz analoge Verhältnisse am frisch enucleirten Auge.

Bei der Wechselkröte (*Bufo viridis*) finde ich den graugrünen, stellenweise grauröthlichen Fundus in Bezug auf Niveau, Vertheilung der Gefässe, Blutströmung ganz ähnlich wie beim Ochsenfrosch.

R. Skiask. ca. + 10. Gefässe mit + 10 D. scharf; setzt man immer schwächere Convexgläser vor, so erscheint endlich mit ca. — 1 eine chagrinierte netzig-körnig-streifige Schicht der Netzhaut deutlich. Helle dreieckige Flecken im ungefähr gleichen Niveau — Lücken

im Pigmentepithel — erscheinen am Auge des abgeschnittenen und halbirtten Kopfes oder am frisch enucleirten Auge mit ca. 0 deutlich. Es ist also auch hier die Hm. eine scheinbare, die wahre Refraction nicht weit von E., aber doch eher nach der Myopieseite abweichend.

Ganz analoge Verhältnisse fand ich bei der Erdkröte und bei einer grossen Kröte, die ich aus der Umgebung von Neapel erhielt, die aber nicht bestimmt werden konnte.

Bei einer riesigen marokkanischen Kröte (*Bufo mauritanica*?) erhielt ich hellgrauröthliches Licht aus der Pupille; die Papille markirt sich hier als eine längsovale, grünlichweisse, von hinten oben nach vorne unten verlaufende helle Partie, die von einem feinen, schwarzen Pigmentrand eingesäumt ist. Etwa um 3 Dioptrien davor ziehen zwei hellrothe Gefässe nach aussen unten über die Papille und vereinigen sich an deren Rand — der mit ca. 0 deutlich erscheint — zu einem starken Gefäss, das weiter nach vorne unten verläuft und von der Nasal- und von der Temporalseite her unterhalb der Papille abermals je einen starken Ast aufnimmt. Die Blutströmung und das Nebeneinanderfliessen der Ströme, wo sie sich vereinigt haben, ist deutlich sichtbar. Die Sehnervenfaserstrahlung ausserhalb der Papille und feine Gefässe mit + 2 — + 3 deutlich. Eine tiefere, fein chagrinirte, körnige, röthliche Schicht mit ca. — 1 D. am deutlichsten.

Im Wasser hochgradige Hm. > 25 D.

Ganz analoge Verhältnisse am frisch enucleirten Auge.

Aus der Ordnung der Molche habe ich eine grössere Anzahl Wasser- und Erdsalamander untersucht, doch musste ich wegen der Enge der Pupille auf genaue Refractionsbestimmung verzichten; es ergab sich immerhin das interessante Resultat, dass die Wassersalamander (*Triton cristatus* und *alpestris*) in Luft hochgradig kurzsichtig (ca. 10 D. M. und darüber) waren, was offenbar einer in Wirklichkeit noch höheren Myopie entspricht. Unter Wasser zeigten sie hochgradige Hm. > 15—20 D., welche aber in Anbetracht der Kleinhaut des Auges und der beträchtlichen Netzhautdicke sehr wohl eine scheinbare sein kann, so dass ich die wahre Refraction in Wasser eher für nahe um E. (vermuthlich M. geringen Grades) halten möchte.

Beim Axolotl (*Siredon pisciformis*) fand ich, wenn ich mit dem Planspiegel Licht in die schwarze runde Pupille warf, die dann hell-

grau erschien, die Schattenwanderung gegensinnig (in Luft), entsprechend einer Myopie > 10 D., was offenbar einer in Wirklichkeit noch höheren Myopie entspricht. In Wasser Hm. von 2,5–5 D. (vermuthlich wahre Myopie).

Beim Erdmolch ähnliche Refraktionsverhältnisse wie bei den Kröten.

Es lässt sich demnach über die Refraction der von mir untersuchten Amphibien — es wäre natürlich sehr wünschenswerth, noch eine grössere Zahl, zumal exotischer Arten, zu prüfen — ungefähr Folgendes sagen: Die bei Fröschen, Kröten und Landmolchen für Luft gefundene Hypermetropie ist eine scheinbare; die wahre Refraction liegt höchstwahrscheinlich zwischen Emmetropie und geringer Myopie. Wo bestimmte Myopie gefunden wurde, ist sie nicht so hochgradig, dass zweckmässiger Weise eine negative Accommodation erwartet werden dürfte.

Wenn diese Thiere unter Wasser tauchen, werden sie hochgradig hypermetropisch.

Umgekehrt verhalten sich die Wassersalamander (Tritonen); die bei ihnen für Wasser gefundene hochgradige Hypermetropie ist eine scheinbare, die wahre Refraction für Wasser liegt wahrscheinlich um Emmetropie, ist vielleicht auch eine geringe Myopie; wenn diese Thiere aber an's Land kommen, werden sie hochgradig myopisch.

Veränderungen der Einstellung glaube ich an den lebenden unversehrten Thieren bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel an manchen Exemplaren gewisser Arten mehrmals beobachtet zu haben, doch waren diese Veränderungen zu gering und zu unsicher, als dass ich daraufhin allein eine Accommodation behaupten möchte, wohl aber gelang es mir — unter vielen negativen Versuchen — in einigen Fällen Veränderungen der Einstellung regelmässig während elektrischer Reizung der frischenucleirten Augen mit Sicherheit wahrzunehmen.

Die folgenden Protokolle als Paradigmen:

Grosse marokkanische Kröte (*Bufo mauritanica*?) enucleirtes Auge. Einstellung auf die chagrinirte Schicht ca. — 1 D.

Während der Reizung — 4 D.

Wechselkröte. Enucleirtes Auge; feine Gefässe mit ca. + 4 deutlich; während der Reizung mit ca. 0. (Es handelt sich hier natürlich nicht um die wahre Refraction, sondern um relative Veränderungen.)

Erdsalamander (grosses Exemplar). Enucleirtes Auge. Skiask.: Schattenwanderung aus ca. 20 cm Entfernung beobachtet — gleichsinnig.

Während elektrischer Reizung — gegensinnig.

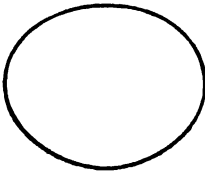
Nach diesen und analogen Versuchen hielt ich für erwiesen, dass einigen Amphibien eine positive Accommodation, eine Einstellung des Auges für die Nähe zukommt.

II. Keine Veränderung der Linsenkrümmung.

Dass die Amphibienlinse in ihrer Gestalt der Kugelform nahekommt, wie mehrfach behauptet wird, ist in dieser Allgemeinheit nicht richtig.

Hirschberg z. B. sagt: „So viel ist sicher, dass in anatomischer Hinsicht durch die Wölbung der Cornea, in functioneller durch die scheinbare Hypermetropie das Froschauge sich dem Auge der Landthiere nähert, während allerdings die kugelige Wölbung seiner Krystalllinse wieder mehr dem Fische zu entsprechen scheint.“ Leuckart sagt: „Die Fische sind nicht die einzigen Wirbelthiere mit einer sphärischen Linse. Auch die Batrachier und Seeschildkröten, ja selbst die Schlangen zeigen die gleichen Verhältnisse. Ueberhaupt sind die Amphibien durchweg mit einer stark gekrümmten, dicken Linse versehen, so dass die Verhältnisse der Achse und des Querdurchmessers nur selten über 1:1,2 bis 1,25 hinausgehen.“ Bronn-Hoffmann gibt an: „Die Linse nähert sich bei den Amphibien der kugelförmigen Form“ u. s. w.¹⁾

Fig. 1.



Linse des Wasserfrosches (*Rana esculenta*) nach dem frischen Präparat. Ca. 5fache Vergrößerung.

In Wirklichkeit hat die Linse bei Fröschen, Kröten und Landmolchen ungefähr die in Fig. 1 dargestellte Form. Wenn behauptet wird, dass sie in der Form nicht weit von der Kugel abweicht, so ist dies unrichtig und wohl darauf zurückzuführen, dass häufiger Schnitte von gehärteten Augen als frische Präparate betrachtet werden, und dass an den erstgenannten die Linse durch den Einfluss der härtenden Flüssigkeiten schrumpft oder quillt, und zwar oft in verschiedenen Richtungen in verschiedenem Grade. Gewöhnlich

1) Die Abbildungen der Linsen bei Sömmering (*De oculorum hominis animaliumque sectione horizontali Commentatio*) entsprechen auch mehrfach nicht der Wirklichkeit, so für *Testudo*, *Rana*, *Sepia*.

nimmt dabei der Durchmesser in der Linsenachse zu, und so kam man zum Beispiel auch beim Kephelopodenaugen dazu, die Linsenachse zu lang, sogar länger anzunehmen als den Querdurchmesser, während ich an frischen Präparaten zeigen konnte, dass es sich gerade umgekehrt verhält.

Immerhin ist die Linse bei den genannten Amphibien und noch mehr bei den Tritonen — und vermuthlich auch bei noch anderen vorwiegend im Wasser lebenden Arten und bei den Larven — schon im Ruhezustande des Auges, und ebenso aus dem Auge entfernt, aus ihrer Aufhängevorrichtung befreit, wenn auch nicht kugelig, so doch so stark gewölbt, dass es mir nach meinen Erfahrungen an Kephelopoden, Fischen und Schlangen von vornherein unwahrscheinlich war, dass hier eine Accommodation durch Krümmungsvermehrung der Linse stattfinden soll.

Entscheidend war der folgende Versuch: Die von zwei, 25 Kerzen starken, elektrischen Glühlampen entworfenen vorderen und hinteren Linsenbildchenpaare, wurden mit Hilfe einer Zeiss'schen Lupe oder eines Zeiss'schen Binocularmikroskops während elektrischer Reizung des in Luft oder Wasser befindlichen Auges beobachtet. In keinem Falle konnte ich — bei Fröschen, Kröten, Land- und Wassermolchen und beim Axolotl — eine Veränderung im gegenseitigen Abstand der Bildchen eines Paares mit Sicherheit wahrnehmen.

Es musste also die Accommodation des Auges für die Nähe, soweit sie überhaupt vorhanden war, auf andere Art als durch Veränderungen der Linsenkrümmung, sei es der vorderen oder der hinteren Fläche, zu Stande kommen. Veränderungen der Hornhautkrümmung wurden nicht beobachtet, und Veränderungen der Gefäßfüllung irgend welcher Theile konnten am enucleirten Auge keine Rolle spielen.

III. Die Ortsveränderung der Krystalllinse.

An den enucleirten mit Nadelelektroden armirten, unter Wasser versenkten Augen einer Reihe von Amphibien konnte ich während elektrischer Reizung ein deutliches Vortreten der in ihrer Form unveränderten Linse wahrnehmen¹⁾.

1) Die Versuchsanordnung, deren ich mich dabei bediene, habe ich in meinen früheren Accommodationsarbeiten geschildert. Eine Vorrichtung erwies

Bei Reizung deutliches Vortreten der in ihrer Form unveränderten Linse. Ringsum an der Iriswurzel, etwas nach innen vom Scheitel des Kammerwinkels, eine deutliche Einziehung dem Vortreten der Linse entsprechend.

Alpensalamander (*Triton alpestris*). Enucleirtes Auge (vgl. Fig. 3). Sehr tiefe Vorderkammer, Linse stark gewölbt, aus der runden Pupille vorragend.

Fig. 3.

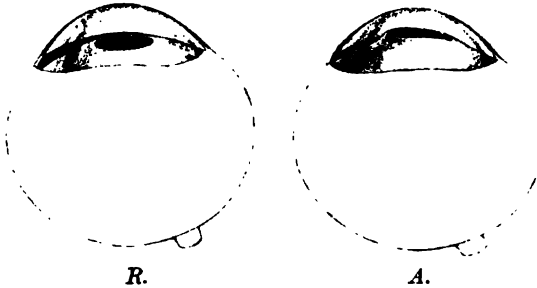
Auge von *Triton alpestris*.

R. Ruhe. A. Accommodation. Deutliches Vortreten der Linse (etwas asymmetrisch, in Folge asymmetrischer Lage der Elektroden).
Ca. 10fache Vergrößerung.

Bei Reizung deutliches langsames Vortreten der Linse. Nach dem Aussetzen der Reizung — merklich später — langsames Zurücktreten.

Erdmolch (*Salamandra maculata*). Enucleirtes Auge (vgl. Fig. 4). Die Linse stark in die grosse Vorderkammer vorgewölbt; der Pu-

Fig. 4.



Auge eines gefleckten Landmolches.

R. Ruhe. A. Accommodation. Deutliches Vortreten der Linse.
Ca. 8fache Vergrößerung.

pillarrand¹⁾ etwas aufgeworfen, die Vorderfläche der Linse liegt darin wie in einem Krater.

1) Die Angabe, dass bei den Molchen „der Stern regelmässig rund“ sei, ist in dieser Allgemeinheit nicht richtig. Im hellen Licht zeigt die Pupille des gefleckten Erdsalamanders eine deutlich herz- bis kreiselförmige Gestalt, welche da-

Bei Reizung tritt anfangs der ganze centrale Theil, die Linse und die dunkelbraune, warzigkörnige Iris vor, die Kammerbucht vertieft sich, dann erst zieht sich, während die Linse weiter vorrückt, die Iris peripherwärts zurück, so dass die Linse anscheinend aus der sich öffnenden Pupille heraussteigt. Nach dem Aufhören der Reizung tritt die Linse langsam zurück.

Wassersalamander (*Triton cristatus*). Enucleirtes Auge. Die Hornhaut ist hier weniger als bei den Fröschen, Kröten und Landmolchen, aber immer noch stark gewölbt. Die Vorderkammer tief; die Iris nicht wie bei den genannten Amphibien in Form einer Kugelzonenfläche der Linse aufgelagert, sondern ein fast in einer Vertical-ebene ausgespanntes Diaphragma, ein grosser Theil der stark gewölbten Linse ragt aus der Pupille in die Vorderkammer.

Bei schwacher Reizung tritt die Linse ohne Irisbewegung vor. Einziehung in der Kammerbucht. Lange Latenz; grosse Langsamkeit der Bewegung. Bei asymmetrischer Reizung kann auch eine leichte Drehung der Linse oder ein asymmetrisches Vortreten stattfinden.

In der folgenden Tabelle führe ich die von mir untersuchten Amphibien auf, bei denen ich während elektrischer Reizung das Vortreten der Linse beobachten konnte.

Amphibia (Lurche)

Anura (Schwanzlose Lurche) Batrachia (Frösche)	Oxydactylia (Spitzzeher)	Bufonidae (Kröten)	{	Bufo vulgaris (Erdkröte)
				? ? (Ital. Kröte)
				Bufo viridis (Wechselkröte)
				Bufo mauritanica (Marokkan. Kröte)
Urodela (Caudata) Schwanzlurche	Salamandrina (Molche)	Tritonidae (Wasser- salamander)	{	Triton cristatus (Wassersala- mander)
				Triton alpestris (Bergsala- mander)
		Salamandrinae (Landmolche)	{	Salamandra maculosa (ge- fleckter Erdmolch)
				Salamandra atra (Mohren- molch)

durch zu Stande kommt, dass die Iris, dem unteren Pupillenrand entsprechend, einen Ausschnitt hat, ähnlich wie im Auge der marokkanischen Kröte (vgl. Fig. 13) oder der Unke (vgl. Fig. 14 a).

Fig. 5 zeigt die Accommodation bei einer marokkanischen Kröte, Fig. 6 beim Wassersalamander.

Fig. 5.

R.

A.

Vorderer Augenabschnitt einer grossen marokkanischen Kröte (*Bufo mauritanica*?).
R. Ruhe. A. Accommodation. (Deutliches Vortreten der Linse.)
Ca. 5fache Vergrösserung.

Fig. 6.



R.



A.

Augen eines Wassersalamanders (*Triton cristatus*).
R. Ruhe. A. Accommodation. (Deutliches Vortreten der in ihrer Form unveränderten Linse.) Ca. 20fache Vergrösserung.

Bei folgenden Amphibien hingegen habe ich das Vortreten der Linse und überhaupt irgendwelche accommodative Veränderung am Auge vermisst:

Anura (Schwanzlose Lurche) Batrachia (Frösche)	Oxydactylia (Spitz- zeher)	Ranidae (Wasser- frösche)	{ Rana esculenta (Frosch) ¹⁾ Rana temporaria (Thaufrosch) Rana mugiens (Ochsenfrosch)
		Pelobatidae (Erdfrösche)	{ Bombinator igneus (Unke) Pelobates fuscus (Knoblauch- kröte)
	Discodactylia (Sechszehner)	Hylidae (Laubfrösche)	{ Hyla arborea (Laubfrosch)
Urodela (Caudata) Schwanzlurche	Plesiothra- ciata	Menobran- chidae	{ Siredon pisciformis (Axolotl) Larve von Amblystoma mexicanum
		Pleurodelidae	{ Pleurodeles Waltii (Rippen- molch) ²⁾
	Salmandrina (Molche)	Tritonidae (Wasser- salamander)	{ Triton marmoratus ³⁾ (Mar- morirter Wassersala- mander)

Durch die Entfernung der Linse von der Netzhaut ist die bei einigen Arten mit dem Augenspiegel festgestellte positive Accommodation befriedigend erklärt.

Dass die Accommodation hier nicht durch Krümmungsänderung der Linse, sondern durch ein Vorrücken im Ganzen zu Stande kommt, ist nicht so befremdlich, da ich gezeigt habe, dass bei einer Ordnung der den Amphibien nächststehenden Wirbelthierklasse, der Reptilien, die Accommodation in gleicher Weise durch eine Vergrößerung

1) Wie mir Abelsdorff mittheilt, hat er auch niemals beim Frosch eine Veränderung der Einstellung beobachtet.

2) Von dieser Species habe ich nur ein Exemplar untersucht. Die Thiere — in Marokko und Südspanien heimisch — sind hier selten zu erhalten. Da mein Exemplar aber vollkommen normal und munter schien, so ist es mir nicht wahrscheinlich, dass das Fehlen accommodativer Veränderungen bei elektrischer Reizung der Augen auf etwas anderem beruhte, als auf dem Fehlen accommodativer Einrichtungen speciell eines in nennenswerthem Maasse entwickelten Ciliarmuskels, wie ja das auch bei so vielen anderen Amphibien der Fall ist.

3) Von diesem in Südwesteuropa heimischen, hier selten erhältlichen Molch gilt dasselbe, was ich in der obigen Anmerkung gesagt habe.

des Linsennetzhautabstandes herbeigeführt wird — nämlich bei den Schlangen. Allerdings ist bei diesen die Accommodation viel ausgiebiger — selbst bei gleich grossen oder selbst kleineren Augen oft dreimal mehr Dioptrien —; bei den Amphibien hingegen ist entsprechend der mit dem Augenspiegel beobachteten geringen Veränderung der optischen Einstellung auch die Ortsveränderung der Linse relativ gering. Sie geschieht langsam wie von träger, nicht quergestreifter Musculatur bewerkstelligt; bei der Wechselkröte z. B. dauert es über drei Secunden, bis die Linse das Maximum ihrer Entfernung von der Netzhaut erreicht, und erst über drei Secunden nach dem Aussetzen der Reizung hat die Linse wieder ihre Ruhestellung angenommen.

Wie man aus den Listen ersieht, fand ich die Accommodation nur bei drei Familien, nämlich den Kröten, Wassersalamandern und Erdmolchen; und selbst bei zwei Arten dieser Familien wurde sie vermisst, überdies bei Arten aus fünf anderen Familien und einigen Kaulquappen. Ich komme darauf später noch zu sprechen.

IV. Der Accommodationsmechanismus.

Die Aehnlichkeit der Accommodation der Amphibien, bei denen eine solche überhaupt nachgewiesen werden konnte, mit der Accommodation durch Ortsveränderung der Linse bei vielen Schlangen, speciell den Nattern, macht es von vornherein wahrscheinlich, dass hier der Mechanismus ein ganz ähnlicher ist.

Zunächst ist wie bei den Schlangen auch bei den Amphibien die Linse schon im Ruhezustande des Auges stark gewölbt und nimmt — abweichend von dem Verhalten bei den höheren Wirbelthierklassen — keine stärkere Wölbung an, wenn man sie aus ihrer Aufhängevorrichtung, oder überhaupt aus dem Auge entfernt.

Eröffnung der Vorderkammer oder selbst Abtragung des grössten Theiles der Hornhaut heben, wie mich entsprechende Versuche an Kröten- und Salamanderaugen lehrten, das Phänomen des Linsenvortretens ebensowenig auf, wie beim Schlangenaugen. Hingegen ist nach Eröffnung — Anschneiden, Kappung etc. — des hinteren Augenabschnittes regelmässig der Ausfall des Linsenvortretens — bei elektrischer Reizung — zu constatiren. Oft kann es dann auch hier, wie unter den gleichen Bedingungen im Schlangenaugen fast regel-

mässig, zu einem Rücktreten der Linse kommen — die Erklärung für diese Umkehr des Phänomens habe ich in meiner „Reptilien-accommodation“ gegeben —, meist aber ist an einem im hinteren

Fig. 7 zeigt bei ca. 30facher Vergrößerung einen Theil eines durch die Pupille geführten Schnittes vom Auge eines Ochsenfrosches (*Rana mugiens*).
C Cornea. *Vk* Vorderkammer. *J* Iris. *L* Linse. *Lp* Ligamentum pectinatum.
Z Zonula. *S* Sklera. *Ch* Chorioidea. *R* Retina. *Cm* Ciliarmuskelfaser (von denen sich nicht in jedem Schnitt welche finden).

Abschnitt eröffneten Amphibienauge keine accommodative Veränderung des Linsenortes mehr zu beobachten, was ja mit der Erfahrung gut stimmt, dass die Accommodation hier viel geringer, die entsprechende Musculatur viel weniger kräftig entwickelt ist.

Den Befund H. Virchow's, dass dem Frosch ein Ciliarmuskel zukommt, kann ich auf Grund eigener Präparate bestätigen, und ich selbst habe den Muskel auch noch bei einigen anderen Raniden, so beim Ochsenfrosch, gefunden (vgl. Fig. 7), aber diese Fasern sind so spärlich und dürtig — man findet sie durchaus nicht in allen Schnitten eines Auges —, dass von ihrer Function für die Accommodation von vornherein nicht viel zu erwarten war, wie denn auch das Experiment lehrt, dass bei elektrischer Reizung dieser Augen keine accommodative Veränderung an der Linse oder überhaupt im Auge eintritt. Diese vereinzelt Muskelfasern sind hier gewiss von geringerer Bedeutung, als für den Menschen etwa die Muskeln des äusseren Ohres, das er ja in der Regel auch nicht bewegen kann. Bei einzelnen Exemplaren von *Rana temporaria* habe ich eine eben wahrnehmbare Spur eines Vortretens der Linse beobachtet¹⁾, doch ist praktisch von einer Accommodation bei den von mir untersuchten Raniden nicht zu sprechen, mag man nun in der Ciliargegend des Auges dieser Thiere einzelne Muskelfaserchen finden oder nicht.

Eine stärkere Entwicklung des Muskels findet sich hingegen bei den Kröten, den Wassersalamandern und Landmolchen — vgl. Fig. 8 — bei denen auch eine Accommodation nachgewiesen werden konnte. Man findet an geeigneten Präparaten²⁾ mit starker Vergrösserung lang gestreckte glatte Muskelfasern, die vom skleralen Rand der Hornhaut, zum Theil auch von den äusseren Faserzügen des

1) Man muss sich bei diesen Versuchen vor einer Täuschung in Acht nehmen, die auf einem Bewegungs-Simultancontrast beruht. In dem Maasse, als sich die Pupille erweitert, die Iris sich zurückzieht, scheint oft die Linse vorzutreten. Man visirt daher zweckmässig den Linsenrand gegen einen fixen Punkt.

2) Ich härtete die frisch enucleirten Augen in concentrirter Sublimatlösung oder in Rabl'scher Flüssigkeit. Dann wurden sie durch vorsichtige Kappung — etwas vor dem Aequator — mit Hülfe eines Gräfe'schen Messers und Wecker'scher Pincis-ciseaux durch Wasser, Alkohol und Aether in Celloidin übertragen. Die Schnitte wurden mit Säure Fuchsin-Pikrinsäure nach Altmann gefärbt.

Mitunter erwies sich vorsichtige Entfärbung der Schnitte — mit H_2O_2 oder HCl — zweckmässig, da gerade in der Ciliargegend viel dichtes schwarzes Pigment liegt.

lockeren, maschigen Ligamentum pectinatum entspringen, nach hinten gegen die Chorioidea ziehen und hier im tiefschwarzen Pigment oft eine beträchtliche Strecke hinter der Ora serrata verschwinden. Der Iriswurzel aufgelagert findet man nicht selten Schief- und Querschnitte von Gebilden, die zwar nicht mit absoluter Sicherheit, aber

Fig. 8.

Theil eines durch die Pupille geführten Schnittes vom Auge eines Erdmolches (*Salamandra maculata*). Ca. 80fache Vergrößerung.

C Cornea. V_k Vorderkammer. J Iris. L Linse. Lp Ligamentum pectinatum. S Sklera. Ch Chorioidea. R Retina. Z Zonula. C'm Ciliarmuskel.

doch mit grosser Wahrscheinlichkeit als mehr oder weniger ringförmig angeordnete Muskelfasern — wie sie im Schlangenaugenhoch entwickelt sind — angesprochen werden können.

Wenn alle diese Muskeln sich zusammenziehen, müssen sie eine in Betracht kommende Drucksteigerung im Glaskörperraum bewirken, welcher die Linse als der beweglichste Theil der Umgrenzung nachgibt; der von ihr im Scheitel der Kammer verdrängte Humor aqueus findet in der gleichzeitig vertieften Kammerbucht Platz, denn der Muskel

zieht die peripheren Partien des Ligamentum pectinatum, vielleicht sogar das ganze Maschenwerk zurück und peripherwärts.

Nach Eröffnung des Auges ist die Zusammenziehung des Muskels ohne Einfluss auf den Druck im Glaskörper, und das Phänomen des Linsenvortretens muss dementsprechend ausfallen. Hat das Auge, wie dies unbeabsichtigter Weise mitunter beim Fixiren an die Unterlage mit Hilfe der Nadelelektroden geschah, gerade nur einen kleinen Stich bekommen, so kann das Vortreten der Linse in einem solchen Falle — ohne ganz zu fehlen — doch viel geringfügiger sein als bei intactem Bulbus, und mehrmals konnte ich mich z. B. an Tritonaugen dabei überzeugen, dass während der Reizung die grossen Blutkörperchen aus dem Stichcanal in der Augenwand ausgepresst wurden. Erweiterte man ihn durch einen Schnitt, so fiel dann das Accommodationsphänomen ganz aus.

Die mechanischen Bedingungen dafür, dass Aenderungen des intraocularen Druckes ähnlich wie im Schlangenaugē die angedeutete Rolle spielen, sind im Bau des Amphibienauges gegeben: Die Wandungen sind von grosser Festigkeit (— nicht etwa wie im Kephalopodenaugē, wo auch Drucksteigerung, aber in ganz anderer Weise eine Rolle spielt, innerhalb einer bestimmten Zone relativ dehnbar —); der äussere Theil der Sklera besteht aus festem, faserigem Bindegewebe, das aus parallelen und darauf senkrecht stehenden Faserzügen aufgebaut ist (Bronn-Hoffmann), die innere Schicht wird bei vielen Amphibien von einer Lage hyalinen Kuorpels gebildet. Dementsprechend collabirt der enucleirte Bulbus nicht etwa wie dies bei den Augen vieler anderer Thiere der Fall ist (z. B. bei den Schildkröten, wo die Hornhaut dellenförmig einsinkt), sondern behält gut gespannt lange seine Form.

Die Chorioidea ist innig mit der Sklerotika verbunden, an der Retina haftet sie locker; an der Ora serrata dagegen und namentlich an den Processus ciliares ist sie sehr innig mit der Pars ciliaris retinae verbunden. Alle diese Verhältnisse stimmen mit der oben gegebenen Darstellung des Accommodationsmechanismus.

Der Iris kommt hier, so wenig wie bei irgend welchen anderen Thieren, eine wesentliche Rolle im Accommodationsmechanismus zu. Es gelingt an manchen Augen leicht, sich zu überzeugen, dass bei gewissen Stromstärken sich die Iris contrahirt, ohne dass eine Veränderung des Linsenortes zu Stande kommt, die dann bei Verringerung des Rollenabstandes eintritt, ohne dass darum die Iriscontraction

intensiver wird. An einer Reihe von Augen, an denen überhaupt keine accommodative Veränderung gefunden wurde, tritt die Iris-contraction — meist Pupillenerweiterung, die oft die Reizung lange überdauert, oft mit dem Aussetzen der Reizung in stärkerem Grade einsetzt — ganz ebenso ein, wie bei Augen, denen eine Accommodation gegeben ist. Die Erregbarkeit der ciliaren und der Iris-muskeln schwindet oft erst lange nach dem Tode des Thieres resp. nach der Enucleation des Auges, aber nicht immer gleichzeitig, und es kann vorkommen, dass kein Vortreten der Linse mehr zu erzielen ist, während sich die Iris noch contrahirt etc. Schneidet man bei Augen, an denen auch nach Abtragung der Hornhaut noch das Vortreten der Linse zu beobachten ist, z. B. bei der marokkanischen Riesenkröte, den Pupillartheil der Iris aus, so ist bei elektrischer Reizung doch noch immer ein Vortreten der Linse zu constatiren. Geräth man aber zu peripherwärts, wo dann am Ligamentum pectinatum oder am Ciliarmuskel gezerrt oder gerissen werden kann, so fällt das Accommodationsspiel dauernd aus.

V. Die Accommodationsbreite.

Erwägt man bloss die amphibiotische Lebensweise, so möchte man bei den Lurchen eine besonders grosse Accommodationsbreite erwarten; in Wirklichkeit ist sie sehr gering, vermuthlich hier am geringsten unter allen Thieren, die überhaupt eine Accommodation haben. Dies geht schon aus dem geringen Ausmaass der Linsenbewegung — sie ist wesentlich geringer als z. B. in gleich grossen oder selbst kleineren Natternaugen — hervor; in einigen Fällen, wo ich die Accommodationsbreite mit dem Augenspiegel messen konnte, fand ich sie zu ca. 3,4, niemals über 5 Dioptrien.

Wesentlich grösser dürfte sie, nach dem Ausmaass der Linsenbewegung im Verhältniss zur Kleinheit der Augen zu urtheilen, nur bei den Wassersalamandern sein.

Keinesfalls ist die Accommodation ausreichend, um die Verschiedenheit der Medien, in denen sich die Amphibien aufhalten, in Bezug auf die Strahlenbrechung auszugleichen.

Man hat früher — im Vertrauen darauf, dass in der Natur alles auf's zweckmässigste eingerichtet sei — vielfach angenommen, dass amphibiotisch lebende Thiere in Luft und Wasser gleich gut sehen und für annähernd gleiche Entfernungen ihr Auge einstellen

können. Da der Einfluss der Hornhautbrechung auf den Gang aus Luft kommender Strahlen klar gegen eine solche Annahme sprach, so war dies, wie sich Hegel einmal ausdrückte, als ein magnetisches Phänomen mit einer seiner Theorien nicht stimmen wollte, „um so schlechter für die Thatsache“. Man leugnete einfach die Krümmung der Hornhaut, und in einem vielgelesenen Lehrbuch der Zoologie findet sich sogar die hier reproducirte Abbildung einer Froschcornea (Fig. 9). Von einer solchen Abflachung ist aber an

Fig. 9.

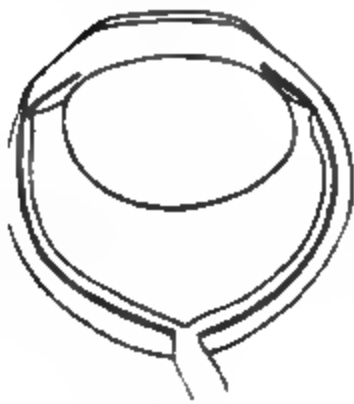


Fig. 10.



Vorderer Augenabschnitt
des Frosches (*Rana esculenta*)
nach dem lebenden Thier.
Ca. 5fache Vergrößerung.

Fig. 11.



Auge eines Ochsenfrosches.
2fache Vergrößerung.

lebenden Thieren — man vergleiche die nach solchen gefertigten Abbildungen Fig. 10 und Fig. 11 — nichts zu sehen, vielmehr ist die Hornhautkrümmung gerade bei vielen Amphibien eine recht beträchtliche. Nicht so stark wie bei Fröschen, Kröten und unseren Molchen ist sie bei den Larven (Axolotl und unseren Kaulquappen), wo in der Gestalt der Hornhaut, der Vorderkammer, der Irisbucht, der Linse etc. eine gewisse Annäherung an manche Fischeaugen erblickt werden könnte.

Auch beim Rippenmolche — vgl. Fig. 12 — fand ich die Hornhaut relativ schwach gewölbt, doch habe ich von dieser Species nur ein Exemplar untersuchen können. Eine so vollkommene Abflachung aber, wie man sie früher beschrieben hat, derart, dass die

Fig. 12.

Vorderer Augenabschnitt vom Rippenmolch.
Ca. 15fache Vergrößerung.

Hornhautbrechung in Luft nicht in Betracht käme, ist mir unter normalen Verhältnissen bei keinem Amphibium und überhaupt bei keinem Thier bekannt geworden und dürfte auch in der Thierreihe, wenn überhaupt, doch nur äusserst

selten vorkommen. Es wird also der Frosch, wenn er unter Wasser taucht, hochgradig übersichtig, genau so wie ein — nicht hochgradig kurzsichtiger — Mensch.

Wenn es befremdlich erscheint, dass so viele Amphibien aber auch in demselben Medium, in Luft, nicht für verschiedene Entfernungen ihr Auge sollen einstellen können, so hat hierzu schon Hirschberg bemerkt: „Auch ohne jede accommodative Linsenverdickung wird die Accommodationslinie beim Frosch länger sein, als bei einem auf dieselbe Entfernung eingestellten Menschen aus einem doppelten Grunde, einem dioptrischen und einem histologischen: die kurze Brennweite des dioptrischen Systems beim Frosch muss die Bilder der in ziemlich verschiedenen Entfernungen vor und hinter seiner Fernpunktsebene belegenen Gegenstände in eine kurze Strecke der Sehachse zusammendrängen; die relative Breite der musivischen Elemente (bis $7\ \mu$) muss absolut grössere Zerstreuungskreise eines leuchtenden Punktes zulassen, ehe die Wahrnehmungsfähigkeit aufhört.“

Dass ein Frosch eine Mücke im Sprunge erschnappt — wie oft er sie nicht erhascht, weiss man übrigens nicht —, auch ohne sein Auge erst genau einzustellen, kann nicht so sehr Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass es sich hier doch nicht — wie etwa bei einer im raschen Fluge Mücken schnappenden Schwalbe — um grosse und in rascher Folge sehr von einander verschiedene Entfernungen handelt, dass sein Netzhautbild relativ gross, seine Accommodationslinie eine lange, seine Einstellung eine wahrscheinlich leicht kurzsichtige, daher ohne Accommodation für nicht sehr verschiedene geringe Entfernungen ausreichend genaue ist.

Es sind hier auch einige biologische Momente zu berücksichtigen. Vielen niederen Thieren ist höchstwahrscheinlich nicht ein solches Formensehen, wie uns mit Hülfe der Fovea centralis gegeben¹⁾, sondern ihr Sehen ist eher vergleichbar unserem Bewegungsehen mit Hülfe der Netzhautperipherie. Man kann sich durch einen einfachen Versuch überzeugen, wie sicher man einen nicht zu kleinen Gegenstand erhascht, den man in der Peripherie des Gesichtsfeldes baumeln lässt, auch während man accommodationslos in die Ferne blickt; hingegen gelingt es viel schlechter, unter analogen Be-

1) Nach Untersuchungen von Krause (die aber vor mehr als zwanzig Jahren angestellt wurden [Archiv für Ophthalmologie Bd. 21, 1875]) hätte allerdings der Frosch eine Stelle im Augenhintergrunde, wo nur Zapfen sitzen.

dingungen ein kleines ruhendes Object, etwa einen in der Peripherie des Gesichtsfeldes in der Wand steckenden Reissnagelkopf mit dem Finger zu treffen. Der erste Versuch gelingt auch einem Presbyopen leicht, und ein solcher kommt überhaupt, so lange es sich nicht um feine Arbeit oder Lesen kleinen Druckes handelt, auch ohne Brillen aus. So kann auch das Fliegenfangen der accommodationslosen Frösche nicht Wunder nehmen, zumal sie fast nur nach Thieren schnappen, die sich bewegen. Brehm sagt z. B. vom Laubfrosch ausdrücklich: „Alle Beute, welche er verzehrt, muss lebendig sein und sich regen; todte oder auch nur regungslose Thiere rührt er nicht an . . .“ Vom Teichfrosch: „Wie geistig tiefstehende Geschöpfe insgemein, erkennt er ein lebendes Wesen erst an dessen Bewegung. Er geniesst nur selbsterworbene Beute und bloss lebende Thiere; was sich vor ihm nicht bewegt reizt ihn nicht zum Sprunge . . .“ Eine Accommodation von solcher Langsamkeit wie sie anderen Amphibien — Kröten und Salamandern eigen ist — würde dem rasch zuspringenden Frosch vermuthlich auch nicht viel nützen. Dass die den Fröschen so nahestehenden, aber wenigen beweglichen, langsamen Kröten eine — wenn auch geringe — Accommodation besitzen, kommt vielleicht in der Art ihrer Nahrungsaufnahme zum Ausdruck. Brehm schildert sie folgendermaassen: „Wer einer verborgenen Kröte, ohne sie zu belhellen, einen Wurm, eine Raupe oder ein anderes Kerbthier vorhält, bezüglich zuwirft, kann sie in ihrem vollen Treiben belauschen. Augenblicklich beginnen die Augen zu funkeln, und sie selbst erhebt sich aus ihrem scheinbar schlaftrunkenen Zustande und bewegt sich hurtig auf ihre Beute zu. Hat sie sich bis auf die rechte Entfernung genähert, so hält sie in ihrem Laufe an, fasst wie ein vor dem Wilde stehender Hühnerhund den Raub fest in's Auge, schiesst die Zunge hervor und wirft mit ihr das Opfer in den weitgeöffneten Rachen. . . Bell hatte eine Kröte so weit gezähmt, dass sie ruhig auf der einen Hand sitzen blieb und die ihr mit der anderen vorgehaltenen Fliegen aus den Fingern nahm. . .“ Unter solchen Umständen könnte eine, wenn auch langsame Accommodation dem Thiere doch recht zweckmässig sein.

Dass den so nahe verwandten Krötenfröschen (*Pelobates*) die Accommodation fehlt, ist vielleicht mit einem Moment in Beziehung zu bringen, auf das ich in meiner Reptilienarbeit aufmerksam gemacht habe. Ich habe dort hervorgehoben, dass bei vielen nächtlich

oder im Dunkeln lebenden Thieren die Accommodation des Auges, abweichend vom Verhalten der lichtmunteren Verwandten an Bedeutung zurücktritt (z. B. bei Geckos, Krokodilen¹⁾, manchen Schlangen), eventuell manchen ganz fehlt (Haifischen, manchen Schlangen, wie man jetzt weiss, auch vielen Amphibien). Allen diesen Thieren ist intensive Pupillenreaction auf Licht und oft eine von der runden Form abweichende, quer- oder längsspaltartige Gestalt der

Fig. 13.

Pupille der marokkanischen Kröte. Ca. 6fache Vergrösserung.

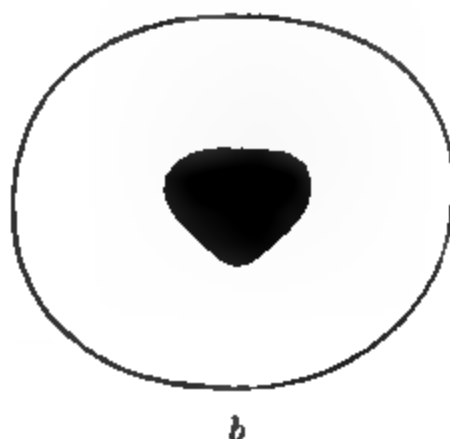
Pupille eigen, deren Ränder sich zu sicherem Abschluss des Augeninneren in hellen Licht manchmal förmlich über einander legen (vgl. Fig. 13).

Die Unken sind weitere Beispiele für dieses Zusammentreffen. Bei der Knoblauchkröte ist die Pupille senkrecht spaltförmig, bei der Unke ist sie in mässig weitem Zustande herzförmig — vgl. Fig. 14b —, bei stärkerer Verengung legen sich die sehr merkwürdig geformten Lappen — vgl. Fig. 14a — bis zu vollständigem

1) Meine oben angeführte, hypothetisch geäusserte Ansicht über diese Verhältnisse, citirt in seinen „Physiologischen Beobachtungen am Auge der Krokodile“ Abelsdorff und bemerkt hierzu: „Für das Auge der Krokodile kann ich diesen Satz nicht bestätigen.“ Indess geht aus seinen eigenen Untersuchungen nicht hervor, dass die Krokodile — er untersuchte nicht nur, wie ich, bloss *Alligator mississippiensis*, sondern auch *Crocodilus cataphractus* — für grosse Nähe auch nur in Luft ihr Auge einstellen können und über eine so beträchtliche Accommodationsbreite verfügen wie andere Reptilien, z. B. viele Schildkröten und Schlangen. Meine Vermutung kann also vorläufig wohl bestehen bleiben, doch bin ich selbst der Ansicht, dass im Hinblick auf diese Verhältnisse eine weitere Untersuchung der Refraction und Accommodation der Krokodile, und zwar vieler verschiedener Species und verschieden alter Thiere, erwünscht wäre.

Abschluss des Augeninnern über einander. Auch für diese Thiere¹⁾ gilt vielleicht, dass ihnen Nachts im Dunkeln die Accommodation nicht viel nützen würde, und dass im Licht die Enge des Iris-

Fig. 14.



Pupille der Unke in engem (a) und etwas weiterem Zustande (b).
Ca. 15fache Vergrößerung.

diaphragmas — zumal bei so kleinen kurzbrennweitigen und lichtempfindlichen Augen — wie eine stenopäische Brille die Accommodation einigermaßen entbehrlich machen könnte.

In geringerem Grade mögen dieselben Argumente überhaupt für die Accommodation der Amphibien in Betracht kommen, deren Breite ja hier, auch wo eine Accommodation vorhanden, eine so geringe ist; die Amphibien sind fast durchweg Nachtthiere²⁾.

Dass den Larven der Lurche (Kaulquappen, Axolotl) Einrichtungen zur Einstellung des Auges fehlen, mag wieder mit ihren speciellen Lebensbedingungen in Zusammenhang gebracht werden. Zum Theil leben sie in recht trüben, undurchsichtigen Gewässern;

1) Wenn man darüber speculirt, wie Thiere in Luft und Wasser sehen, so sollte man auch bedenken, dass viele Amphibien nicht krystallklares Wasser aufsuchen. Gerade von der Unke z. B. sagt Brehm: „Ganz reines Wasser sucht sie nur im Nothfalle auf, eine Wasserfläche hingegen, welche dicht mit Teichlinsen bedeckt ist, sagt ihr besonders zu: . . .“ Dass es in solchem Medium nicht sehr hell ist und nicht auf scharfe Einstellung ankommt, ist wohl begreiflich. Ueberdies ist die Unke kein Tagthier. Bronn-Hoffmann sagt: Sie ist gewöhnlich tagsüber versteckt, zumeist in der Erde verscharrt und kommt erst mit Anbrechen der Dämmerung zum Vorschein, um ihrer Nahrung nachzugehen. Am Tage ist das Thier träge und schläfrig und die Pupille zu einem feinen Spalt zusammengezogen; bei Nacht ist das Thier munter und die Pupille erweitert.

2) Dies gilt sogar vom Laubfrosch, und auch die Urodelen scheinen fast alle eine vorwiegend nächtliche Lebensweise zu führen (vgl. Bronn-Hoffmann.)

die Augen sind sehr klein; zur Erbeutung ihrer Nahrung bedürfen sie keiner besonderen Scharfsichtigkeit; in den frühen Stadien füllen sie ihren Darm mit Schlammerde und schlürfen dabei eine Unzahl thierischer Wesen mit ein.

Die erwachsenen Lurche, denen man früher eine annähernd gleiche Einstellung des Auges für Luft und Wasser zuschrieb, sind in Wirklichkeit im Wasser hochgradig weitsichtig, und entbehren sie am Lande einer Accommodation, so fehlt sie ihnen im Wasser nicht minder, denn so hochgradig ist ihre Landkurzsichtigkeit keinesfalls, dass sie im Wasser auch nur emmetropisch werden könnten. Aber im Wasser — das oft recht trüb ist — brauchen diese Thiere fast so wenig scharf zu sehen, wie der Mensch. Sie benützen es als Zufluchts- oder Aufenthaltsort¹⁾ — und selbst da schwimmen oder schweben sie meist so, dass die Augen über Wasser sind —, nicht als Jagdgrund; wenn sie ausnahmsweise doch im Wasser Thiere fangen, so sind es meist so grosse — ihresgleichen, Fische, junge Schwimmvögel —, dass sie dabei auch wohl ohne Accommodation auskommen.

Die im Wasser heimischen Salamander (*Tritonen*) haben dagegen eine Accommodation für die Nähe, und dies spricht dafür, dass sie im Wasser höchstens leicht kurzsichtig sind. Am Land werden sie hochgradig kurzsichtig und können dies nicht etwa durch eine negative Accommodation ausgleichen; sie halten sich hier wohl auf, aber ihre Beute finden sie fast ausschliesslich im Wasser.

Den Riesensalamander (*Cryptobranchus japonicus*), die höhlenbewohnenden Olme (*Phanerobranchiata*) und die in Erde und Schlamm lebenden Blindwühlen (*Gymnophionen*) zu untersuchen, hatte ich keine Gelegenheit. Die Kleinheit und rudimentäre Entwicklung des Auges bei diesen Amphibien, auch ihre Lebensweise macht es indess von vornherein sehr wahrscheinlich, dass ihnen keine Accommodation des Auges zukommt.

1) Brehm sagt vom Teichfrosch: Der weiche Schlamm sichert ihn . . . doch niemals verweilt er in der ihm gastlichen Tiefe länger, als es ihm unbedingt nöthig erscheint . . . er rudert langsam, schwimmt nach oben und steckt den Kopf aus dem Wasser heraus.

VI. Die Resultate

der vorliegenden Arbeit lauten kurz gefasst:

I. Die Refraction für Luft der von mir untersuchten, vorwiegend am Land lebenden Amphibien und die Refraction für Wasser der vorwiegend im Wasser lebenden (Salamander) liegt höchstwahrscheinlich zwischen Emmetropie und geringer Myopie. Gegen eine höhere Myopie im Ruhezustande, wie sie — für Wasser — Fischen und Kephelopoden eigen ist, spricht einerseits die durchgreifende Abwesenheit einer negativen Accommodation, andererseits das Vorhandensein einer bei einigen Arten constatirten positiven Accommodation.

Im Wasser sind die erstgenannten Amphibien abweichend von den eigentlichen Wasserthieren, den im Ruhezustand kurzsichtigen Kephelopoden und Knochenfischen, hochgradig weitsichtig; die Wassersalamander hingegen werden durch das Inkrafttreten der Hornhautbrechung hochgradig kurzsichtig, wenn sie an's Land kommen.

II. Einigen Arten unter den Amphibien — durchaus nicht allen — kommt das Vermögen der Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen zu.

III. Es findet, wie bei allen anderen Wirbelthieren mit Ausnahme der Fische, eine active Einstellung des Auges für die Nähe statt.

IV. Die positive Accommodation kommt nicht wie bei Echsen, Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugern durch Vermehrung der Linsenwölbung zu Stande.

V. Die Einstellung für die Nähe geschieht hier vielmehr — wie dies bisher nur von den Schlangen bekannt war — durch eine Entfernung der in ihrer Wölbung unveränderten Linse von der Netzhaut.

VI. Der Ciliarmuskel steigert, wenn er sich zusammenzieht, den Druck im Glaskörper, und dieser drückt den beweglichsten Antheil seiner Umgrenzung — die im Ruhezustand schon stark gewölbte Linse — vor, das Kammerwasser weicht nach der Peripherie aus, wo durch die Action des Muskels zugleich eine Vertiefung der Hornhaut-Irisbucht eintritt.

VII. Nach Aufhebung des intraocularen Druckes durch Eröffnung des hinteren Augenabschnittes ist das Accommodationsphänomen nicht mehr zu produciren.

VIII. Der Iris kommt auch im Amphibienauge keine wesentliche Rolle beim Accommodationsmechanismus zu.

IX. Die Accommodationsbreite der Amphibien ist eine geringe; bei vielen — Fröschen, Unken, Rippenmolchen (?) — sinkt ihr Werth bis 0.

Mag diesen Thieren auch in Anbetracht der Kleinheit des Auges und der relativ groben Netzhautmosaik eine Accommodation weniger erforderlich sein, so kann doch keinesfalls die früher verbreitete Meinung aufrecht erhalten werden, dass alle diese Thiere in Luft und Wasser gleich gut sehen und für annähernd gleiche Entfernung eingestellt seien. Vielmehr ist vorläufig keine Einrichtung bekannt, durch welche diese Thiere befähigt würden, die sie im Wasser befallende Hypermetropie hohen Grades auszugleichen (Salamander) oder andererseits die am Land sie befallende Myopie durch eine Verminderung der Brechkraft des Auges zu corrigiren.

X. Den meisten Amphibien, welchen die Accommodation fehlt, ist nächtliche Lebensweise und intensive Pupillenreaction auf Licht gemein. Diesen Thieren würde vielleicht im Dunkeln die Accommodation nicht viel nützen, im hellen Licht aber vermag die Enge des Irisdiaphragmas sie einigermaassen zu ersetzen.

VII. Schluss.

Mit der vorliegenden Arbeit kommen meine Untersuchungen über die Refraction und Accommodation des Auges in der Thierreihe zu einem vorläufigen Abschluss. Ich will für den Leser, der sich für die wesentlichsten Resultate dieser Untersuchung interessirt und doch die einzelnen Arbeiten¹⁾ nicht nachlesen will, eine kurze zusammenfassende Darstellung geben.²⁾

1) 1. Die Accommodation des Vogelauges. Dieses Archiv Bd. 53 S. 175. 2. Die Accommodation des Fischeauges. Ibid. Bd. 58 S. 523. 3. Die Accommodation des Cephalopodenauges. Ibid. Bd. 67 S. 541. 4. Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. Ibid. Bd. 69 S. 507. 5. Die Accommodation des Auges bei den Amphibien.

2) Eine ausführliche zusammenfassende Darstellung habe ich in einem Vortrage auf dem IV. internationalen Physiologencongress zu Cambridge (England) gegeben: „Die Accommodation des Auges in der Thierreihe“ (Wiener klinische Wochenschrift. Jahrgang 1898 Nr. 42).

So verbreitet Augen in der Thierreihe sind, so ist doch eine Accommodation vorläufig nur bei den zweikiemigen Kephelopoden und bei den meisten Wirbelthieren bekannt.

Es ist mir keine Art zweikiemiger Kephelopoden, keine Art von Vögeln und keine Art von Schildkröten bekannt geworden, der die Accommodation des Auges fehlte.

Hingegen fand ich unter den Knorpel- und Knochenfischen, unter den Eidechsen, Krokodilen, Schlangen und Säugern, Arten, denen die Accommodation des Auges fehlt oder bei denen sie doch zum Mindesten nur sehr rudimentär entwickelt ist.

Die normale Refraction des Auges bei den Kephelopoden und bei den meisten Knochenfischen ist eine mässige Myopie (ca. 5—12 D.); um in die Ferne deutlich zu sehen, müssen diese — ausschliesslich im Wasser lebenden — Thiere activ für die Ferne accommodiren.

Dies geschieht durch eine Verringerung des Linseu-netzhautabstandes ganz analog der Verminderung des Abstandes zwischen Objectiv und matter Scheibe bei der Einstellung für fernere Objecte in unseren photographischen Apparaten ohne Krümmungsänderung der Flächen brechender Medien.

Im Kephelopodenaugē kommt die Annäherung der Linse an die Netzhaut dadurch zu Stande, dass der ringförmig in die Vorderwand des geschlossenen Bulbus eingefügte, vom Knorpelring entspringende Accommodationsmuskel bei seiner Verkürzung das Corpus ciliare mitsammt der Linse gegen das Augeninnere zieht, während die übrigen Theile der Bulbuswandung im Maasse ihrer Dehnbarkeit, und zwar eine hinter dem Knorpelring befindliche ringförmige Partie, zumeist dem gesteigerten intraocularen Druck nachgeben.

Ein ganz anderer Mechanismus bewirkt das gleiche Resultat — Annäherung der Linse an die Netzhaut — im Auge der Knochenfische. Hier ist die Linse mit ihrem oberen Pol an dem in verticaler Richtung undehnbaren Ligamentum suspensorium aufgehängt. Der an den unteren Theilen der Linse mit seiner Sehne inserirte Accommodationsmuskel (*Retractor lentis*, wie ich ihn genannt habe) übt bei seiner Contraction einen Zug aus, dessen verschiedene Componenten durch die Anordnung und Elasticitätsverhältnisse der Aufhängevorrichtung zum Theil aufgehoben werden, zum

Theil eine Entfernung der Linse von der Hornhaut, eine Annäherung an die Netzhaut bewirken.

Die Accommodationsbreite bei Kephelopoden und Knochenfischen ist gross genug, um eine Einstellung des im Ruhezustande kurzsichtigen Auges bis auf praktisch unendliche Entfernung, bis zur Vereinigung paralleler Strahlen auf der Netzhaut zu bewirken.

In Luft sind Kephelopoden und Fische durch das Inkrafttreten der Hornhautbrechung so hochgradig kurzsichtig, dass durch die ihnen eigene negative Accommodation das Auge doch nicht auf nennenswerthe Entfernung eingestellt werden kann.

Bei allen von mir untersuchten Knorpelfischen, unter den Knochenfischen bei den Ophidiidae, Muraenoidei, Gadoidei, Mugilidae habe ich die Accommodation vermisst.

Die Refraction des Auges bei den Amphibien — für Luft — ist nicht weit von Emmetropie, höchstwahrscheinlich meist leicht myopisch; nur die Wassersalamander fand ich in Luft stark myopisch, im Wasser ist ihre Refraction höchstwahrscheinlich auch nicht weit von Emmetropie entfernt. Die anderen Amphibien hingegen sind in Wasser durch den Verlust der Hornhautbrechung hochgradig hypermetropisch.

Eine Accommodation des Auges fand ich bei Kröten, Land- und Wassermolchen; bei Fröschen, einigen Kröten, einigen Wassermolchen und einigen Larven solcher, auch bei Froschlarven wurde sie vermisst.

Die Accommodation ist eine positive — für die Nähe — und kommt durch active Vergrösserung des Linsennetzhautabstandes, durch ein Vortreten der in ihrer Form unveränderten Linse gegen die Hornhaut zu Stande.

Ein zwischen Sklera und Corpus ciliare im Umkreis eingelassener Muskel bewirkt bei seiner Contraction Drucksteigerung im Glaskörper; dadurch wird die Linse vorgedrängt, das Kammerwasser weicht in die zugleich mit der Contraction des Accommodationsmuskels ringsum vertiefte Kammerbucht aus.

Die Accommodationsbreite ist gering und keinesfalls ausreichend, um die beim Tauchen der Thiere unter Wasser auftretende Hypermetropie auszugleichen. Umgekehrt vermisste ich bei den Wassermolchen eine Einrichtung zur Ausgleichung der Myopie, welche diese Thiere, wenn sie an's Land kommen, befällt.

Die Refraction der Schlangen in Luft fand ich zumeist emmetropisch oder leicht hypermetropisch, in Wasser fand ich die darauf untersuchten Nattern hochgradig hypermetropisch.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der von mir untersuchten Schlangen fand ich eine Accommodation, und zwar für die Nähe durch eine active Entfernung der, in ihrer Form unveränderten Linse von der Netzhaut. Ein in die Iriswurzel eingelagerter, circulärer und oft auch ein der Wurzel des Ciliarfortsatzes aufgelagerter, ringförmig angeordneter Muskel steigern, wenn sie sich zusammenziehen, den Druck im Glaskörper, und dieser drückt den beweglichsten Theil seiner Umgrenzung — die Linse — vor; das Kammerwasser weicht nach der Peripherie aus, wo eine Vertiefung der Hornhaut-Irisbucht eintritt.

Während die Accommodationsmuskeln bei Kephelopoden, Fischen und Amphibien zur Gruppe der glatten Musculatur gehören, ist hier der Accommodationsmuskel quergestreift; während er bei jenen sich mehr oder weniger langsam contrahirt — am trägsten bei einigen Amphibien, am flinksten bei einigen Fischen —, weist seine Zusammenziehung bei den Schlangen ganz die Merkmale anderer quergestreifter Musculatur auf.

Die Accommodationsbreite ist eine beträchtliche und vermochte bei den daraufhin untersuchten Nattern die beim Tauchen unter Wasser auftretende Hypermetropie in nennenswerthem Maasse zu corrigiren.

Bei einigen Schlangen — *Pythoninen*, *Erycinen*, *Viperiden* — habe ich die Accommodation vermisst.

Unter den Schlangen tritt zum ersten Male in der Thierreihe noch ein anderes Accommodationsprincip als die Veränderung des Linsennetzhautabstandes auf, nämlich die Krümmungsänderung brechender Flächen. Aber während in der Thierreihe sowohl active Verringerung als active Vergrößerung des Linsennetzhautabstandes vorkommt — die erstere zur Einstellung für die Ferne bei Kephelopoden und Knochenfischen, die letztere zur Einstellung für die Nähe bei Amphibien und Schlangen —, ist von jenem anderen Princip nur so Gebrauch gemacht, dass eine active Vermehrung der Krümmung brechender Flächen, also eine Verkleinerung des Krümmungsradius und zwar vorwiegend der vorderen Linsenfläche, weniger der hinteren stattfindet, während zugleich die Linse im Ganzen in der Richtung ihrer Achse dicker wird.

Bei der Würfelnatter — der einzigen der von mir untersuchten Schlangen, bei denen ich eine accommodative Vermehrung der Linsenwölbung fand — scheint dieser Vorgang noch mit dem Vortreten der Linse combinirt zu sein.

Wo eine Vermehrung der Wölbung vorhanden ist, kommt sie durch Entspannung der die Linse im Ruhezustand des Auges in relativ abgeflachter Form erhaltenden Aufhängevorrichtung zu Stande; die aus der Spannung ihrer Aufhängevorrichtung befreite Linse zeigt dieselbe starke Krümmung wie während der Accommodation.

Dasselbe Princip gilt für die Accommodation durch die ganze übrige Wirbelthierreihe, für Schildkröten, Echsen, Krokodile, Vögel und Säuger, wenn auch im Einzelnen Verschiedenheiten des Mechanismus vorkommen.

Die Refraction des Auges für Luft fand ich bei Schildkröten, Echsen und beim Alligator zwischen Emmetropie und leichter Hypermetropie. Solche mit amphibiotischer Lebensweise, die ich daraufhin untersuchte, fand ich für Wasser hochgradig hypermetropisch; hingegen die ausschliesslich im Wasser lebende Seeschildkröte (*Thalassochelys*) fand ich für Wasser leicht hypermetropisch, für Luft beträchtlich myopisch.

Die Accommodationsbreite ist bei den Teichschildkröten am grössten — so gross, dass die Thiere höchstwahrscheinlich nicht nur die unter Wasser auftretende Hypermetropie corrigiren, sondern sogar auch in diesem Medium für die Nähe ihr Auge einstellen können — bei dem Alligator am geringsten, so dass schon am Land kaum für grössere Nähe eingestellt werden, geschweige denn die unter Wasser auftretende hochgradige Hm. corrigirt werden kann.

Der Ciliarmuskel ist bei allen Reptilien quergestreift und zeigt bei Schildkröten und Echsen die entsprechenden Contractionsmerkmale; die Linse wird durch die Zonula zum Theil auch mittelbar durch das Ligamentum pectinatum in relativ abgeflachter Form erhalten; der Ciliarmuskel bewirkt bei seiner Contraction eine Abspannung dieser Theile — dies ist mitunter, z. B. am Auge der Teichschildkröten bei Betrachtung der Ciliarfortsätze, der Zonula und des Linsenumfanges direct sichtbar, zum Theil aus der Bewegung in die Hornhautperipherie eingestochener feiner Nadeln erschiessbar — und gestattet so der Linse, in ihre elastische Gleichgewichtslage mit stärker gekrümmten Flächen, mit längerem Achsendurchmesser überzugehen.

Die Function des Ligamentum pectinatum beim Accommodationsmechanismus und der von Crampton zuerst beschriebenen Portion des Ciliarmuskels, welche sich zwischen der inneren ringförmigen Leiste des Cornea-Ursprunges, dem Knochenring des Verbindungstheiles und dem Ligamentum pectinatum ausspannt, ist bei manchem Vogelauge zur vollkommensten Entwicklung gelangt. Das im Ruhezustande für die Ferne eingestellte — emmetropische oder leicht hypermetropische — Auge wird durch Entspannung des Ligamentum pectinatum, wobei sich die innere Hornhautlamelle beträchtlich peripherwärts verschiebt, und durch Entspannung der Zonulafasern, sowie durch den Zug an der Chorioidea für beträchtliche Nähe eingestellt, indem durch alle diese Veränderungen die Linsen aus der relativ wenig gewölbten Form¹⁾, welche ihr im Ruhezustande des Auges aufgezwungen ist, in ihre stärker gewölbte, elastische Gleichgewichtslage, wie sie sie auch bei Entfernung aus dem Auge hat, übergehen kann.

Dasselbe Princip gilt für das Säugerauge, doch hört hier die Function des Ligamentum pectinatum auf, der Crampton'sche Muskel fehlt, der als Tensor chorioideae fungirende Ciliarmuskel übernimmt ganz die Zonulaentspannung.²⁾

Dass die eigentlichen Wasserthiere mit hochentwickelten Augen kurzsichtig sind und für die Ferne accommodiren, mag damit zusammenhängen, dass das Wasser nicht auf so riesige Strecken durchsichtig ist wie die Luft und der Fortbewegung grösseren Widerstand entgegensetzt. Dass vielen Thieren — so den Knorpelfischen, einigen Amphibien, einigen Schlangen — die Accommodation fehlt oder nur in geringem Grade gegeben ist — einigen Amphibien, einigen Schlangen, Echsen und Krokodilen — mag mit der nächtlichen Lebensweise, auch mit der Trübheit der Medien, z. B. des Sumpf- oder Flusswassers, zusammenhängen. Im Lichte haben die meisten dieser Thiere die oft spaltförmige, vielleicht nach Art einer stenopäischen Brille wirksame Pupille hochgradig verengt oder gar ganz geschlossen.

Kein Cephalopode oder Wirbelthier hat — wie man dies früher wohl annahm — eine so stark abgeflachte Hornhaut, dass die Re-

1) In der Accommodationsliteratur ist incorrecter Weise oft von „abgeflachter Form“ der Krystalllinse die Rede. Sie ist aber immer nur mehr oder weniger gewölbt.

2) Näheres zur Säugeraccommodation (Mechanismen, Bestimmungen der Accommodationsbreite etc.) in dem citirten Vortrag (Wiener klin. Wochenschr. 1898 Nr. 42).

fraction des Auges für Luft und Wasser ohne Inkrafttreten einer Accommodation auch nur annähernd die gleiche bleiben könnte.

Ja gerade die amphibiotisch lebenden Thiere haben meist eine stark gewölbte Hornhaut und werden dementsprechend unter Wasser hochgradig hypermetropisch. Aber nur den Teichschildkröten und den Nattern ist eine so beträchtliche Accommodationsbreite eigen, dass sie den Ausfall der Hornhautbrechung in nennenswerthem Maasse corrigiren können.

Umgekehrt werden die ausschliesslich oder vorwiegend im Wasser lebenden Thiere — die betreffenden Säuger sind in dieser Hinsicht noch nicht genügend untersucht — in Luft hochgradig myopisch und verfügen über keine Mittel, sich in diesem Medium für grössere Entfernungen einzustellen.

Von den möglichen Principien, eine Camera einzustellen, nämlich durch Aenderung des Brechungsindex der Substanz des Objectives, durch Aenderung des Krümmungsradius brechender Flächen, durch Aenderung des Abstandes zwischen Objectiv und bildauffangendem Schirm, sind die beiden letztgenannten in den Augen der Thiere, soweit sie überhaupt eine Accommodation haben, realisirt¹⁾.

Die Krümmung der Linse wird bei der activen Accommodation vermehrt, niemals verringert, der Krümmungsradius namentlich der Linsenvorderfläche also bei activer Accommodation verkleinert, niemals vergrössert; auf diesem Wege kommt nur eine positive Accommodation — für die Nähe — zu Stande. So bei Echsen, Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugern.

Hingegen Veränderungen im Abstand zwischen Linse und Netzhaut kommen in zweierlei Sinne vor, nämlich als active Vermehrung dieses Abstandes zur positiven Accommodation (für die Nähe) — bei Amphibien und Schlangen — und als active Verminderung dieses Abstandes zur negativen Accommodation (für die Ferne) bei Cephalopoden und Knochenfischen, denen abweichend von den anderen Thieren im Ruhezustande des Auges eine beträchtliche Kurzsichtigkeit eigen ist.

1) Nach Heine ist der Total-Brechungsindex der nicht accommodirten menschlichen Linse 1,425—1,430, der accommodirten Linse 1,435—1,440. Wesentlich wirkt die Wölbungszunahme der Linsenvorderfläche. (Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Linse. Arch. f. Ophthalm. Bd. 46 H. 3 S. 525. 1898.)

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Rostock.)

Experimentelle Studien über die Ernährung des isolirten Säugethierherzens.

Von

Dr. **Hans Rusch.**

(Mit 12 Textfiguren und Tafel XI.)

Die wichtige Frage nach den Ernährungsbedingungen des Herzmuskels ist bisher fast ausschliesslich durch Untersuchungen am Froschherzen zu beantworten gesucht worden. Die im Ludwig'schen Laboratorium entstandene und hier von Cyon, Luciani, Rossbach, Bowditch, Merunowicz, Gaule und Stiénon benützte und weiter ausgebildete Methode der künstlichen Speisung des ausgeschnittenen Froschherzens und der Aufschreibung seiner am Manometer geleisteten Arbeit hat zur Feststellung bedeutsamer That-sachen geführt.

Die in derselben Richtung sich bewegenden, in den physiologischen Instituten von Leipzig, Berlin und Bern ausgeführten Arbeiten Kronecker's und seiner Schüler haben unter weiterer Präcisirung der Fragestellung in methodischer und materieller Hinsicht die Herz-forschung vielfach bereichert.

Dank ihrer und zahlreicher anderer Forscher Bemühungen — ich nenne nur Ringer, Heffter, Albanese, Locke — sind die einschlägigen Fragen, wenn auch nicht völlig beantwortet, so doch insoweit klargestellt worden, dass man deutlich erkennt, in-wieweit und wo Widersprüche in den bisher erlangten Ergebnissen sich finden, und an welchen Punkten die weitere Forschung einzu-setzen hat.

Besonders zwei Meinungen stehen einander gegenüber; nach der einen ist der Herzmuskel, um thätig zu sein, angewiesen auf die fortwährende Zufuhr von Nährmaterial, nach der anderen vermag er lange Zeit auf Kosten seiner eigenen Substanz zu leben und zu

arbeiten, falls nur für Fortschaffung seiner Stoffwechselproducte durch eine passende Spülungsflüssigkeit gesorgt ist.

Nach Kronecker¹⁾ mit seiner Schule, der die letztere Anschauungsweise bekämpft, vermag das Herz nur so lange thätig zu sein, als ihm ein geeignetes Nährmaterial zugeführt wird, und Kronecker's Schüler Martius²⁾ glaubte, im Serumalbumin das eigentliche pabulum vitae für den Herzmuskel erkannt zu haben.

Andere Forscher haben sich von dieser Nothwendigkeit nicht zu überzeugen vermocht; Ringer³⁾ und Andere fanden gewisse anorganische Lösungen ebenfalls geeignet, die Thätigkeit des isolirten Froschherzens zu unterhalten, Albanese⁴⁾ gab an, dass selbst einfache, mit etwas Alkali versetzte Kochsalzlösung genüge, falls ihr nur durch einen Zusatz von Gummi arabicum die nöthige Viscosität gegeben werde, und schon Gaule⁵⁾ hatte das Herz bei Speisung mit alkalischer Kochsalzlösung lebendig und thätig erhalten können.

Solche und ähnliche Streitfragen zu entscheiden scheinen Versuche am isolirten Warmblüterherzen besonders geeignet zu sein; denn erstens ist zu erwarten, dass bei dem grösseren Stoffbedarf desselben die Brauchbarkeit oder Unbrauchbarkeit eines Nährmittels sich weit schneller geltend machen werde, wie beim Froschherzen, zweitens sind hier, wo man nach dem von Langendorff⁶⁾ angegebenen Verfahren nicht so, wie beim Froschherzen die Herzhöhlungen, sondern die Blutgefässe der Herzwand mit der Speisungsflüssigkeit durchspült, die bei dem Froschherzen oft vermutheten und in der That schwer zu vermeidenden Täuschungen durch zurückgebliebene und allmählig der Spülflüssigkeit sich beimengenden Blutreste völlig ausgeschlossen. Wenn unter Druck 1—2 Liter einer anorganischen Lösung durch die Kranzgefässe hindurchgeflossen sind, wenn die Flüssigkeit klar und ohne die Spur

1) Kronecker, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, C. Ludwig als Festgabe gewidmet. S. 173 ff. Leipzig 1875.

2) Martius, Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiol. Abth. 1882, S. 548 ff.

3) Ringer, Journal of physiology vol. 3 p. 380 ff., 1882; vol. 4 p. 29 ff., 1883; vol. 6 p. 371, 1885.

4) Albanese, Archiv für experim. Pathologie und Pharmakologie Bd. 32 S. 297 ff. 1893.

5) Gaule, Archiv für Anat. und Physiol., Physiol. Abth. S. 291 ff., 1878.

6) Langendorff, Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 61 S. 291 ff., 1895. Dieses Archiv Bd. 66 S. 355 ff., 1897.

eines Eiweissgehaltes abströmt, dann ist es absolut undenkbar, dass sich hier noch aus einem versteckten Gefässgebiete Blut oder Serumreste ihr beigemengt und das Versuchsergebniss getrübt haben.

In seiner ersten Mittheilung über das künstlich gespeiste Säugethierherz hatte Langendorff bereits den Nachweis geführt, dass ganz analog dem, was Kronecker und Stirling zuerst am Froschherzen beobachtet hatten, eine Spülung der Coronargefässe mit indifferenten Kochsalzlösung das Herz völlig „erschöpft“ und in Scheintod versetzt, aus dem es bei erneuter Durchleitung von Blut oder bluthaltiger Salzlösung wieder erwacht.

Im Anschluss an diese Versuche sagte er: „Es wird wünschenswerth sein, die angeführten Versuche später dahin auszudehnen, dass man das durch Salzwasserströmung erschöpfte Herz analog den bekannten Versuchen am Froschherzen der Spülung mit Serum, serumalbuminhaltigen Flüssigkeiten, Blutaselösungen u. s. w. unterzieht.“ „Vielleicht gelingt es auch,“ fährt er fort, „am überlebenden Säugethierherzen die noch immer umstrittene Frage zu lösen, in welchem Maasse die Erhaltung der Schlagfähigkeit von der Sauerstoffzufuhr abhängt.“

Auf Anregung des Herrn Professor Langendorff habe ich es unternommen, den ersten Theil dieses Programms zu bearbeiten und ich gebe in Folgendem einen Bericht über die von mir angestellten, und wie ich glaube, durchaus schlussfähigen Experimente. Die Frage nach dem Sauerstoffbedürfniss habe ich nur kurz gestreift, ihre Beantwortung ist einer anderen, zur Mittheilung in diesen Blättern bereits vorbereiteten Arbeit vorbehalten.

I. Versuchsmethode.

In den meisten Fällen verfuhr ich bei meinen Versuchen, zu denen fast ausschliesslich Katzenherzen dienten, in der Weise, wie es Kronecker und seine Schüler beim Studium der Ernährungsbedingungen des Froschherzens gemacht hatten: ich erschöpfte das Herz durch Natriumchloridlösung bis zum vollkommenen Stillstand und begann darauf erst die Speisung mit der Versuchsflüssigkeit.

Als solche benutzte ich lackfarbened Blut, Serum (Katzen-, Hunde-, Pferde- und Rinderserum), ferner Ringer'sche Flüssigkeit (mit 0,8 % Chlornatriumgehalt), alkalische Kochsalzlösung und Albanesesche Flüssigkeit (ebenfalls mit 0,8 % Salzgehalt). Nachdem das Versuchsthier chloroformirt war, wurde

die linke Karotis freipräparirt und das Thier aus derselben verblutet. Das Blut wurde von einem Assistenten durch Schlagen defibrinirt, durch ein Haarfilter gegossen und mit dem gleichen Volumen vorgewärmter 0,8 %iger Kochsalzlösung verdünnt. Unterdessen eröffnete ich den Thorax, entfernte das Perikard, band eine Canüle in die Pars ascendens der Aorta mit der Richtung nach dem Herzen und löste mit wenigen Scheerenschnitten das Herz vollständig aus allen seinen Verbindungen. Darauf wurde mit erwärmter Kochsalzlösung unter vorsichtigster Massage eine möglichst gründliche Fortspülung der in den Herzhöhlen noch vorhandenen Blutreste vorgenommen und das Herz dann mit der Canüle am Apparat befestigt.

Die Kenntniss dieses Apparates, der von Langendorff in diesem Archiv (Bd. 66, 1897) ausführlich beschrieben ist, setze ich hier voraus und beschränke mich darauf, die Veränderungen anzugeben, die sich zur Ausführung meiner Versuche erforderlich zeigten.

Da es bei meinen Experimenten von besonderer Wichtigkeit war, einen möglichst schnellen Wechsel der Flüssigkeiten zu ermöglichen, wurde der sonst direct mit den unteren Tubulaturen der Vorrathsfaschen communicirende T-Hahn hier an die Ansatzcanüle selbst verlegt und von hier aus jeder Schenkel des gabelförmigen Glasrohres durch einen Schlauch mit der unteren Tubulatur je eines Glases verbunden.

Das Doppelflaschensystem bewährt sich zur dauernden, gleichmässigen und ununterbrochenen Speisung des Herzens mit ein und derselben Flüssigkeit ganz vorzüglich.

Da es jedoch in den meisten Fällen dreier verschiedener Flüssigkeiten (Kochsalzlösung, Blut und Versuchsflüssigkeit) bedurfte, deren jede möglichst sofort und unvermischt dem Herzen musste zugeführt werden können, so schaltete ich noch eine „dritte Flasche“ derartig ein, dass von zwei in den doppelt durchbohrten Pfropfen derselben eingefügten, nach aussen umgebogenen Glasröhren die kürzere an die Druckflasche angeschlossen wurde, während die andere bis zum Boden des Gefässes reichende durch Vermittlung eines Schlauches die Verbindung mit der Anschlusscanüle herstellte. Dieser Schlauch war nämlich mit einem metallenen Ansatzstückchen versehen, das einen Hahn trug, und das anstatt des früher verwendeten Stöpsels in die obere Oeffnung der Anschlusscanüle gesteckt werden konnte.

Die graphische Registrirung der Herzbewegung wurde durch ein in die Herzspitze eingelassenes Häkchen vermittelt, das durch einen

Faden an der Aufnahmetrommel befestigt wurde; die den Curven beigegebene Zeiteintheilung bedeutet durchweg Secunden. Da die Empfindlichkeit und Spannung der Aufnahmekapsel nicht in allen Versuchen gleichmässig und auch die übrigen Bedingungen nach manchen Richtungen hin verschieden waren, habe ich mich stets auf eine relative Beurtheilung der Pulshöhe beschränkt und genauere Angaben über das jedesmalige Verhalten derselben unterlassen.

Zu den Speisungsversuchen wurden, wie gesagt, fast ausschliesslich Katzenherzen verwendet, die sich für solche Zwecke ganz ausgezeichnet eignen; namentlich die Herzen ungefähr ein Jahr alter Katzen zeigen sich am brauchbarsten und widerstandsfähigsten. Erforderte die Narkose eines Versuchstieres sehr viel Chloroform, so resultirt daraus sehr häufig eine Schädigung für das Herz: dasselbe schlägt unregelmässig, schwach und neigt sehr zum Wogen.

In allen Versuchen wurde das Herz unter einem Drucke von 100 mm Hg. gespeist; nur in einzelnen Fällen, und nur wenn die Umstände es erforderten, wurde ein höherer Druck angewendet.

Versuche.

A) Lackfarbenes Blut.

Lackfarbenes Blut bereitete ich, indem ich frisches defibrinirtes Blut mit dem gleichen Volumen destillirten Wassers unter zeitweiligem Umschütteln in einem Glase ungefähr eine Stunde lang stehen liess. Das Blut zeigte sich alsdann vollkommen lackfarben und wurde durch eine entsprechende Menge 8%iger Chlornatriumlösung auf den erforderlichen Salzgehalt gebracht.

Solches lackfarbenes Blut zeigte sich in allen Fällen befähigt, ein durch Kochsalzlösung erschöpftes, stillstehendes Herz zu guten und regelmässigen Contractionen zu bringen.

Fig. 1.

Der Uebergang von der Ruhe zu kräftigem Schlagen ist ein plötzlicher; ich gebe in der nebenstehenden Fig. 1 einen graphischen Beleg, der diesen

markanten Uebergang vom absoluten Stillstand zu intensiver Thätigkeit sehr anschaulich illustriert. Das Herz war durch Spülung mit 0,8%iger Kochsalzlösung vollständig erschöpft und wurde dann mit lackfarbenem Blut von 37,5° C. gespeist (12 Uhr 28 Min.). Um 12 Uhr 52 Min., also 26 Minuten nach Beginn der Durchströmung mit lackfarbenem Blute war die Herzthätigkeit noch sehr gut; um einen Vergleich mit frischem Blute zu ermöglichen, wurde dann verdünntes Katzenblut von 35,5° C. gegeben. Die Ausschläge vergrößerten sich allmählig und wurden entschieden noch besser, als sie mit lackfarbenem Blute gewesen waren. Fig. 2 auf Tafel XI zeigt dieses Ansteigen der Pulse nach Durchströmung mit normalem Blute.

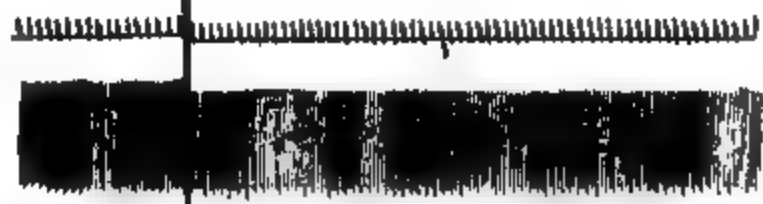
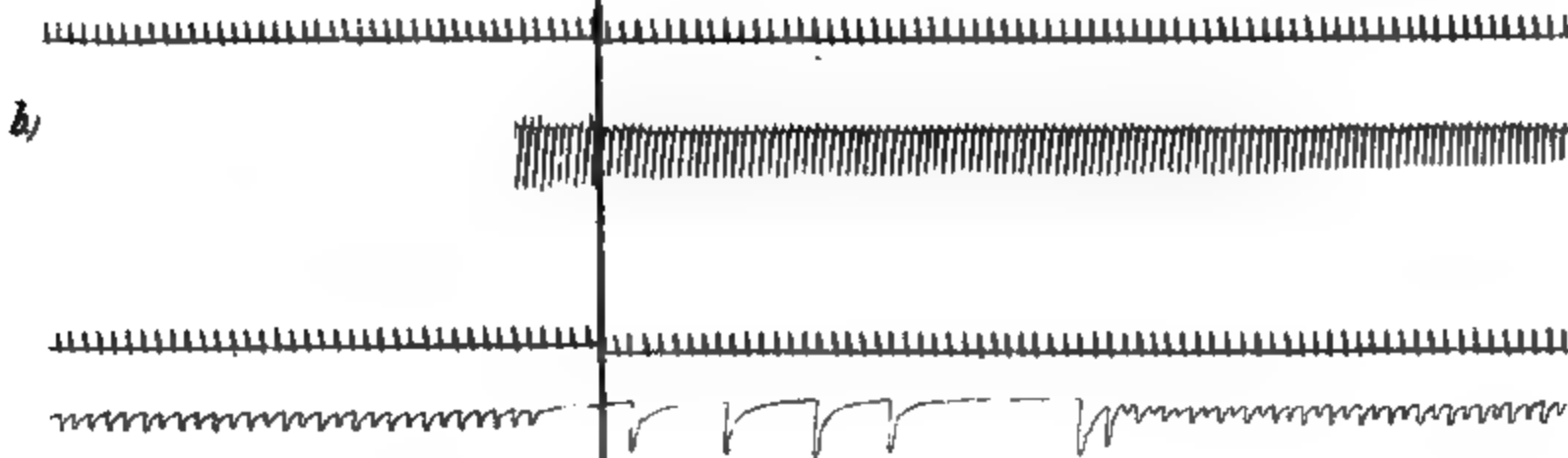
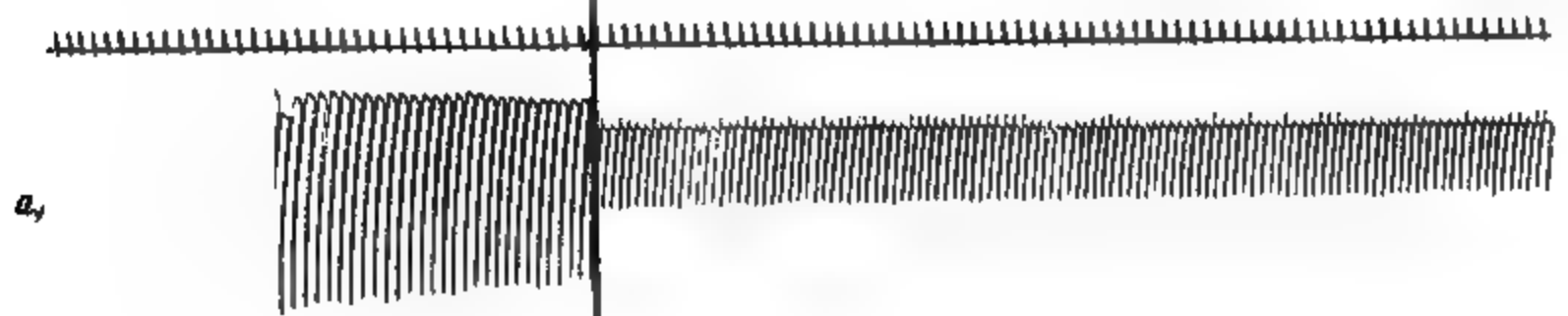
In einem anderen Experimente erzielte ich mit lackfarbenem Blute Pulse, die zu den höchsten gehören, welche in meinen Versuchen je erreicht wurden. Ich gebe davon eine Probe: Um 12 Uhr 24 Min. begann nach der Erschöpfung die Speisung des Herzens mit lackfarbenem Blute, das augenblicklich riesige Ausschläge verursachte; nebenstehende Curve (Fig. 81) zeigt die Herzthätigkeit

Fig. 81.

Fig. 82.

5 Minuten nach Eintritt der Versuchsflüssigkeit. Fig. 82 veranschaulicht den noch immer kräftigen und regelmässigen Herzschlag nach einer Speisungsdauer von 20 Minuten in demselben Versuch.

Allmählig wurden jedoch die Ausschläge noch kleiner, wozu ein öfter erforderliches Abstellen des Speisungsstromes nicht unwesentlich beigetragen haben mag. 12 Uhr 58 Min., also 34 Minuten nach Beginn der Durchströmung wurde das lackfarbene Blut durch 0,8%ige Kochsalzlösung ersetzt; der Puls war





alternirend geworden, und die Ausschläge hatten an Höhe abgenommen, aber immer noch 12 mm erreicht.

Einer lange andauernden Speisung mit lackfarbenem Blut setzten sich meist insofern Schwierigkeiten entgegen, als im weiterem Verlaufe die Strömung schlechter wurde, wahrscheinlich in Folge einer durch die zusammengeballten Stromata der rothen Blutkörperchen hervorgerufenen Gefässverstopfung.

Es würde sich daher empfehlen, das lackfarbene Blut vor dem Gebrauche durch genügendes Centrifugiren von den darin enthaltenen Stromata möglichst zu befreien.

B) Serum.

Die Gewinnung des Serum geschah entweder durch Centrifugiren von defibrinirtem und mit dem gleichen Volumen 0,8%iger Kochsalzlösung versetzten Blute mit darauf folgender Abheberung des klaren Serum von den abgesetzten Blutkörperchen, oder es wurde spontan ausgepresstes Serum benutzt, aus dem der Rest von rothen Blutkörperchen ebenfalls durch Centrifugiren entfernt war.

Ob das Serum verdünnt oder unverdünnt verwendet wurde, war von keinem sichtbaren Einfluss auf die Wirkung; ebenso habe ich Serum nach dem Gebrauche mehrere Tage im Eisschranke aufbewahren und zwei, ja sogar mehrere Male zur Speisung des Herzens wieder benutzen können, ohne dass ein schädigendes Moment zu Tage getreten wäre.

Pferde- und Hundeserum liess sich ganz gut zur Speisung von Katzenherzen verwenden, dagegen gelang es in zwei Versuchen mit Rinderserum nicht, das Katzenherz zum Schlagen zu bringen; wurde Blut durch solches Serum ersetzt, so fielen die Pulse sehr rasch ab, bis völliger Stillstand eintrat. Man darf daher vielleicht auf eine gewisse Giftwirkung schliessen, die dieses Serum dem Katzenherzen gegenüber aussert.

Während bei Blut (wie schon die Versuche von Langendorff ergeben haben) eine Durchflussgeschwindigkeit von 4 ccm in der Minute vollständig ausreichend ist, um eine ausgiebige Herzthätigkeit zu unterhalten, ist bei Serum (und ebenso bei anorganischen Salzlösungen [s. u.]) eine weit grössere Durchströmungsgeschwindigkeit unerlässlich, wenn der Herzschlag nicht sehr rasch schwächer werden soll. Im Durchschnitt passirten 40—60 ccm Serum in der Minute das Herz.

Die hier zu besprechenden Versuche mit Serum sind fast ausschliesslich in den Monaten April, Mai, Juni 1898 angestellt worden und waren bereits abgeschlossen, als die Mittheilungen von Porter über dessen Serumversuche erschienen.

Das Herz wurde zunächst durch Spülung mit 0,8%iger Kochsalzlösung in der üblichen Weise zur Erschöpfung gebracht und dann mit Serum gespeist; dasselbe zeigte sich befähigt, den Herzschlag sofort wieder hervorzurufen. Das Ansteigen der Pulse vom Stillstand bis zur erreichbaren Höhe vollzieht sich allmähig, aber in verhältnissmässig kurzer Zeit (Fig. 4).

Ganz ähnlich gestaltet sich der Abfall der Pulse, wenn man Serum wieder durch Natriumchloridlösung ersetzt (Fig. 5).

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Um einen Begriff von der durchschnittlichen Höhe und Gestaltung der Curve zu geben, zeige ich in Fig. 6 (Vers. X 80. April 1898) die Thätigkeit des Herzens mit spontan ausgepresstem unverdünnten Pferdeserum bei 35,5° C., 9–10 Minuten nach Beginn der Durchströmung, die das durch Kochsalzlösung zum Stillstand gebrachte Herz wieder zum Schlagen gebracht hatte.

Pulse, die sich längere Zeit hindurch auf gleicher Höhe erhalten, sind mit Serum kaum zu gewinnen. Die Ausschläge, welche anfangs meist ganz kräftig sind, verlieren an Höhe, und die Pulse werden zwar sehr allmählig, aber unaufhaltsam absinkend kleiner. Wie sich dieses langsame Schwächerwerden des Herzschlages vollzieht, davon gibt die Abbildung Fig. 7 auf Tafel XI ein charakteristisches Bild; *a* ist bald nach Beginn der Spülung gezeichnet, *b* ist die directe Fortsetzung der oberen Reihe.

Das Serum war nicht in allen Versuchen ganz blutfarbstofffrei, Oxyhämoglobin liess sich in den meisten Fällen spectroscopisch nachweisen.

Um noch einen Beitrag zur Beurtheilung der durchschnittlichen Leistung des Serum zu geben, greife ich einen Versuch heraus (Vers. Nr. VI, 5. April 1898), in dem das Katzenherz zu Anfang erst mit Katzenblut gespeist wurde, dem dann nach ca. 6 Minuten (10 Uhr 51 Min.) Hundeserum von 36° C. folgte. Im ersten Momente wurden die Ausschläge grösser, dann allmählig kleiner mit alternirendem Charakter. Die Durchflussgeschwindigkeit betrug ungefähr 40 ccm in der Minute, wurde aber um 11 Uhr 12 Min., also 21 Minuten nach Beginn der Durchspülung auf 60 ccm in der Minute erhöht, worauf die Pulse sich wieder kräftiger zeigten. Sie verloren aber bald wieder an Höhe, während sich in unregelmässigen Abständen besonders grosse Ausschläge zeigten, die nach ungefähr 44 Minuten danernder Serumspeisung vereinzelt zwischen den sonst regelmässigen, aber ziemlich kleinen Pulsen auftraten.

Das zu diesem Versuche verwendete Serum wurde aus dem verdünnten Blute eines Dachshundes Tags zuvor durch Centrifugiren gewonnen. Es war schwach röthlich gefärbt und liess im Spectroskop deutlich die Oxyhämoglobinstreifen erkennen. Das erste Serum nach der Blutspeisung wurde fortgegossen, das weitere stets wieder von Neuem benutzt.

Die Farbe des gebrauchten Serum verglich ich nach der colorimetrischen Methode von Welcker mittelst des Hoppe-Seyler'schen Hämatinometer mit Hundeblut und fand, dass $\frac{1}{10}$ ccm Hundeblut mit 33,8 ccm destillirten Wassers versetzt, eine dem Serum gleiche Farbe zeigte. Diese so erhaltene Färbung würde demnach einem Blutgehalt des Serum von 0,29% entsprechen, ein Procentsatz, der als ziemlich gering bezeichnet werden kann.

Besonders hervorzuheben ist noch ein Versuch (Nr. VIII, 26. April 1898), bei dem sich im weiteren Verlaufe eine ausgesprochene Gruppenbildung zeigte, die sich nach einer darauffolgenden Durchströmung des Herzens mit Kochsalzlösung, in der rothe Blutkörperchen suspendirt waren, augenblicklich verlor.

Die Speisung mit frischem Katzenserum (aus verdünntem Blut) begann in diesem Versuche um 10 Uhr 47 Min. Etwa vier Minuten später hatten die Pulse

die aus der folgenden Fig. 8 ersichtliche nur geringe Höhe bei einer Temperatur von 33° C. Um 11 Uhr 28 Min. — also 36 Minuten nach Beginn der Serum-

Fig. 8.

speisung — setzte die auf Tafel XI Fig. 9 mitgetheilte Gruppenbildung ein, bei der in Zwischenräumen von meist genau 80 Secunden der regelmässige, aber sehr kleine Puls durch eine Gruppe von 5—6 grossen langsamen Ausschlägen abgelöst wurde. Das dauerte bis 11 Uhr 58 Min., also eine halbe Stunde lang; der Puls war inzwischen so elend geworden, dass das Herz zu Grunde zu gehen drohte wenn ihm nicht besseres Nährmaterial zugeführt wurde. Ich brach deshalb die Durchströmung mit Serum ab und speiste das Herz mit 0,8%iger Kochsalzlösung, in der die rothen Blutkörperchen suspendirt waren, die bei der Serumgewinnung übrig geblieben waren. Der Puls blieb zwar immer noch klein und zeigte sich alternirend, erschien aber bedeutend besser als die letzten Serumpulse; die Gruppen waren sofort verschwunden. Nach 15 Minuten ersetzte ich die Kochsalzblutkörperchenspeisung durch Zufuhr von verdünntem Katzenblut, das sofort eine kräftige Herzthätigkeit von regelmässigem Charakter erzeugte. Fig. 10

Fig. 10.

zeigt die so gewonnene Curve zehn Minuten nach Beginn der Blutströmung bei einer Temperatur von 35,7° C. und einem Druck von 150 mm Hg. Es hatte sich nämlich eine Erhöhung des Druckes als nothwendig erwiesen, weil der Durchfluss nicht ausgiebig genug war, vermuthlich in Folge einer Verlegung der Blutwege durch zusammengehaltene rothe Blutkörperchen.

C) Ringer'sche Flüssigkeit.

Zu den Versuchen mit „Ringer'scher Flüssigkeit“ wurde als solche eine anorganische Salzlösung benutzt, die auf 1 Liter destillirten Wassers

0,1 g NaHCO_3 , 0,1 g CaCl_2 , 0,075 g KCl und 8 g NaCl enthält. Ringer hat am Froschherzen mit verschiedenen Salzlösungen gearbeitet; ich habe zu meinen Experimenten speciell diese angewandt und hier als „Ringer'sche Flüssigkeit“ bezeichnet, weil sie ihm zu eingehenden Versuchen gedient hat und er in verschiedenen Arbeiten auf diese Vorschrift wieder zurückgekommen ist.

Fig. 11.

Fig. 12.

Zu beachten ist einmal, dass die für die Lösung erforderlichen Salze von chemischer Reinheit sind, und dann, dass sie in der angegebenen Reihenfolge

gelöst werden, da man sonst leicht die Bildung von Niederschlägen beobachten kann, wodurch natürlich die Lösung unbrauchbar wird.

In der von Ringer angegebenen Form enthielt diese Flüssigkeit nur einen Salzgehalt von 0,6%, der selbstverständlich für diese Versuche am Säugethier Herzen auf 0,8% erhöht werden musste.

Dass die Strömungsgeschwindigkeit der Ringer'schen Flüssigkeit eine ziemlich grosse sein muss, ist schon oben angedeutet worden; im Durchschnitt genügt ein Durchfluss von 60 ccm in der Minute, doch kann man unter Umständen veranlasst sein, die Durchflussgeschwindigkeit auf 80—90 ccm pro Minute und mehr zu erhöhen.

Auch bei diesen Versuchen verfuhr ich so, dass ich zunächst das Katzenherz durch Kochsalzlösung zum Stillstand brachte und dann die Wirkung der Ringer'schen Flüssigkeit auf das erschöpfte Herz beobachtete.

In allen Fällen setzte die Thätigkeit des Herzens sofort wieder ein und zwar derartig, dass die anfänglich langsamen und kleinen Pulse allmählig frequenter und grösser wurden, bis eine gewisse constante Höhe erreicht war.

Fig. 11 zeigt den Beginn einer solchen, auf Kochsalzlösung folgenden Speisung mit Ringer'scher Flüssigkeit (a) und gibt in der darüberstehenden Curve (b) zugleich ein Bild der Herzthätigkeit nach Verlauf von ungefähr acht Minuten.

Speiste man (nach vorhergegangener sorgfältiger Auswaschung) das Herz von vornherein mit Ringer'scher Flüssigkeit, so begann das Herz sofort kraftvoll, frequent und regelmässig zu pulsiren.

Während die Ausschläge bei der Speisung des Herzens mit Serum allmählig kleiner und kleiner wurden (s. Tafel XI), ist bei der Durchströmung mit Ringer'scher Flüssigkeit die Pulshöhe nach einer halben Stunde nur um ein Minimum gesunken; nach dieser Zeit erst macht sich ein deutlicher Abfall der Pulse bemerkbar, das Herz schlägt aber noch lange weiter und schlug in verschiedenen Versuchen nach einer Stunde noch ganz regelmässig, wenn auch ziemlich schwach.

Ich gebe hier zwei Proben aus verschiedenen Versuchen. Fig. 12 (Vers. XVII, 16. Mai 1898) zeigt den Herzschlag 11—12 Minuten nach Beginn der Durchspülung bei 38° C. und einem Durchfluss von 60 ccm pro Minute. In Fig. 13 (Vers. XXXV, 26. Sept. 1898) gibt die untere Curve (a) ein Bild der Herzthätigkeit nach 12—13 Minuten der Durchströmung, die obere (b) die kaum schwächer gewordene nach ungefähr 20 Minuten dauernder Speisung bei einem Durchfluss von 80 ccm in der Minute und einer Temperatur von 36° C.

Diese Curve, sowie ein Beispiel aus Vers. XXIII (13. Juni 1898), das ich auf Tafel XII Fig. 14 noch hinzufüge, sind besonders beachtenswerth, weil sie zeigen, wie befähigt die Ringer'sche Flüssigkeit ist, innerhalb gewisser Zeitgrenzen die Pulse annähernd auf derselben kraftvollen Höhe zu erhalten.

In dem besagten Versuche (Nr. XXXV) geschah es, dass das Herz nach 26 Minuten kräftigen und regelmässigen Pulsirens plötzlich ohne erkennbare Ursache zu wogen begann. Es liegt jedoch keinerlei Grund vor, der Speisungsflüssigkeit die Schuld an diesem Wogen beizumessen. Das Herz war auch durch

die Speisung mit anorganischer Salzlösung durchaus noch nicht erschöpft worden, denn das Wogen ist ja der Ausdruck von Kraft, die das Herz noch zur Verfügung hat.

Im Allgemeinen wird sich natürlich das Abstellen des Speisungsstromes durch einen Abfall der Pulshöhe kennzeichnen; es gibt jedoch ganz bestimmte Voraussetzungen, unter denen nach Unterbrechung der Circulation kein Absinken der Pulse, sondern im Gegentheil eine allerdings rasch vorübergehende Verstärkung der Herzaction eintritt.

Fig. 18.

Dieses eigenthümliche Phänomen, das ich die „paradoxe Pulssteigerung“ nennen möchte, und das man stets dann beobachtet, wenn die Herzgefässe bei maximaler Durchströmung (80—100 ccm in der Minute) ausserordentlich prall gefüllt sind, scheint mir darauf zu beruhen, dass dem Zustandekommen einer vollkommenen Systole durch die starre Herzwand ein erheblicher Widerstand entgegengesetzt war, der sich nach Abstellung des Stromes natürlich vermindert; das Herz kann dadurch wieder freier und leichter schlagen und daher die grösseren Pulse. Sobald das Herz den Mangel an neuer Speisungsflüssigkeit empfindet, ermüdet es sehr schnell in der normalen Weise.

Es wird indessen Aufgabe besonderer experimenteller Untersuchungen sein müssen, diese Erscheinung genauer zu beobachten und die Ursachen ihrer Entstehung ebenso wie ihre nähere Bedeutung klarzulegen.

D) Alkalische Kochsalzlösung.

Ein wesentlicher Factor bei der Unterhaltung der Herzthätigkeit ist die Beseitigung der sauren Stoffwechselproducte des Herzens.

Das Alkali des Blutes übernimmt diese Function und schafft so dem Herzen freie Bahn zur Entfaltung seiner ihm innewohnenden Kräfte. Es war daher

nicht unwahrscheinlich, dass ein nicht geringer Antheil an der überraschend günstigen Wirkung der Ringer'schen Flüssigkeit dem in derselben enthaltenen Alkali zuzuschreiben sei.

Meine ersten, mit kohlensaurem Natron (0,8% Chlornatriumlösung und 0,02—0,01% Natriumcarbonat) angestellten Versuche hatten ein negatives Resultat. Das durch Kochsalzlösung erschöpfte Herz konnte durch diese alkalische Speisungsflüssigkeit nicht zum Schlagen gebracht werden; es zeigten sich nur vereinzelte, kaum erkennbare Pulse, die bald von einem krampfhaften Wühlen des ganzen Herzens abgelöst wurden. Um so überraschender ist es, dass eine regelrechte Herzthätigkeit alsbald in der kräftigsten Weise einsetzte, sobald die alkalische Kochsalzlösung durch Blut ersetzt wurde.

Hatte sich kohlensaures Natron als zu scharf und reizend für das Herz erwiesen, so zeitigte ein Zusatz von 0,01% Natriumbicarbonat zur Kochsalzlösung den erwarteten Erfolg: das durch einfache Chlornatriumlösung bis zum Stillstand erschöpfte Herz kam mit solcher alkalischen Kochsalzlösung zum regelmässigen und ziemlich kräftigen Schlagen.

Fig. 15.

Die nebenstehende Aufzeichnung (Fig. 15) gibt ein Bild von der Thätigkeit des mit dieser alkalischen Kochsalzlösung gespeisten Herzens, ungefähr 10 Minuten nach Beginn der Durchströmung (XXXVII. Vers., 27. Sept. 1898).

Der Uebergang aus der Erschöpfung zur vollen Thätigkeit, ist dem bei der Speisung mit Ringer'scher Flüssigkeit beobachteten

sehr ähnlich; mit den kleinsten und unscheinbarsten Schlägen beginnend, vergrössern sich die Pulse stetig, aber viel allmäliger als bei Ringer'scher Flüssigkeit, bis sie erst nach ungefähr zwei Minuten ihre maximale Höhe erreichen: Fig. 16 auf Tafel XI zeigt einen solchen Uebergang.

Auch diese Speisungsflüssigkeit erfordert zu ihrer Wirkung eine kräftige Durchströmung des Herzens und verhält sich in dieser Beziehung genau wie die Ringer'sche Flüssigkeit; sie unterscheidet sich aber (so weit das aus meinen bisherigen Versuchen zu beurtheilen ist) insofern noch von dieser, als sie nicht so grosse Anschläge hervorruft, wie die Ringer'sche Flüssigkeit und auch die Pulshöhen viel rascher abfallen lässt.

E) Verschiedene Speisungsflüssigkeiten.

Zu den bisher mitgetheilten Versuchen möchte ich hier noch Folgendes hinzufügen.

Blut habe ich fast immer in der von Langendorff und Nawrocki angegebenen und erprobten Verdünnung (mit dem gleichen Volumen 0,8% ige Natriumchloridlösung) angewendet, und zwar dann, wenn es mir bei einer Speisungsflüssigkeit darauf ankam, einen Vergleich mit Blut zu ziehen oder auch ein erschöpftes Herz wieder zu kräftigen und zu neuer Arbeit anzuspornen.

In diesen Versuchen hat sich für die Ausdauer des mit Blut gespeisten Herzens eine Grenze nicht ergeben, und es ist zweifellos, dass ein Herz bei gleichmässiger Durchströmung mit arterialisirtem Blut und bei einigermaassen constanter Temperatur viele Stunden lang schlagen kann (Langendorff).

Um mich durch einen eigenen Versuch zu überzeugen, ob sich mit der Langendorff'schen Methode eine stundenlang dauernde Speisung des Herzens bei ganz regelmässigem und kräftigen Pulsschlag erreichen lässt, speiste ich in einem Falle ein Katzenherz von Anfang an ausschliesslich mit Blut.

Nach drei Stunden wurde der Versuch abgebrochen, das Herz schlug genau so kraftvoll und regelmässig, wie zu Beginn der Speisung.

In diesem Versuche wurde das gebrauchte Blut aufgefangen, durch Schütteln an der Luft arterialisirt und dann zur Speisung wieder verwendet. Es zeigte sich also, dass auch bei einer Durchströmungsdauer von mehreren Stunden die Arterialisirung des Blutes durch Schütteln an der Luft (wie sie auch von Langendorff in seinen Versuchen ausgeführt und befürwortet ist) sich als vollkommen ausreichend erweist, und dass alle Bemühungen, das venös gewordene Blut durch künstliches Zuleiten von reinem Sauerstoff oder dergl. zu arterialisiren, mindestens unnöthig sind.

Mit der von Albanese¹⁾ angegebenen Speisungsflüssigkeit (die aus einer 0,6%igen Chlornatriumlösung mit 2% Gummi arabicum und Spuren von kohlen-saurem Natron besteht) habe ich nach Erhöhung des Salzgehaltes auf 0,8% vereinzelte Versuche angestellt, aus denen noch kein abgeschlossenes Urtheil zu gewinnen ist; jedenfalls zeigte sich aber diese Flüssigkeit befähigt, ein durch Kochsalzlösung bis zum Stillstand erschöpftes Säugethierherz so weit zu beleben, dass es wieder zum Schlagen kam.

Ob die Viscosität ein wesentliches Moment bei der Wirkung dieser Flüssigkeit darstellt, wie das von Albanese, Heffter²⁾ und Öhrn³⁾ behauptet worden ist, kann ich aus diesem geringen Material natürlich auch noch nicht entscheiden; es haben sich aber aus meinen gesammten Versuchen keinerlei Thatsachen ergeben; die geeignet wären, diese Anschauung zu stützen. Meine Speisungsversuche mit alkalischer Kochsalzlösung machen es nicht unwahrscheinlich, dass der erwähnte Erfolg der Albanese'schen Flüssigkeit der Alkaliwirkung und vielleicht auch zum Theil ihrem Kalkgehalt (Locke) zuzuschreiben ist.

Ich will hier zum Schlusse noch erwähnen, dass ich auch einige Speisungsversuche mit entgastem Blute gemacht habe, um die Bedeutung des im Blute enthaltenen Sauerstoffs für die Thätigkeit des isolirten Herzens zu studiren; diese Experimente werden im Laboratorium des physiologischen Instituts zu Rostock zur Zeit weiter fortgesetzt und sind einer späteren Veröffentlichung vorbehalten.

1) Albanese, a. a. O.

2) Heffter, Archiv für experim. Pathol. und Pharm. Bd. 29 S. 41 ff. 1892.

3) Öhrn, Dieses Archiv Bd. 32 S. 297 ff. 1893.

Schlussfolgerungen.

Damit ist das Gebiet meiner Untersuchungen übersehen, und ich wende mich zu den Schlussfolgerungen.

Man muss bei der Beurtheilung der Speisungsflüssigkeiten zweierlei unterscheiden: einmal, ob sie sich befähigt zeigen, das durch Kochsalzlösung bis zum vollkommenen Stillstand erschöpfte Herz wieder zum Schlagen zu bringen, und dann, ob sie im Stande sind, eine kräftige Herzthätigkeit zu unterhalten.

Ich sage absichtlich nicht: dauernd zu unterhalten, weil einerseits die Feststellung einer bestimmten unteren Grenze für diesen Begriff den grössten Schwierigkeiten begegnen würde, andererseits eine länger anhaltende Herzthätigkeit ausser bei Speisung mit normalem oder wenig verdünntem Blut, höchstens bei Serum oder bei lackfarbenem Blut erwartet werden kann, nicht aber bei einer anorganischen Salzlösung. Denn wenn auch das Herz befähigt ist, eine vielleicht nicht unbeträchtliche Zeit seinen Bedarf an Nährmaterial aus sich selbst zu beziehen, so ist doch eine solche Speisung aus eigenem Vorrath auf die Dauer unmöglich.

• Innerhalb gewisser Grenzen (nach meinen Erfahrungen sicher eine halbe Stunde lang) ist aber das Herz thatsächlich im Stande, ohne Zufuhr von organischem Nährmaterial, allein durch Speisung mit einer anorganischen Salzlösung (Ringer'sche Flüssigkeit) sehr kräftig und frequent zu schlagen. Dann erst beginnen die Ausschläge kleiner zu werden; das Herz ist mit seinem Kraftvorrath aber noch lange nicht zu Ende, es schlägt schwach, aber regelmässig weiter und kann so eine Stunde lang und darüber ohne von aussen zugeführte organische Nahrung in Thätigkeit erhalten werden.

Die Ansicht, dass das Herz nicht vom eigenen Stoffe zu zehren vermöge, und dass nur die dauernde Zufuhr serumalbuminhaltiger Flüssigkeiten das Herz zur Arbeit befähige, ist also nicht mehr zu halten. Das durch Kochsalzlösung nach den Principien von Kronecker erschöpfte Herz nimmt sogar seine Thätigkeit augenblicklich auf, sobald man eine Flüssigkeit hindurchleitet, welche im Stande ist, die Stoffwechselproducte zu beseitigen, und selbst keine für das Herz schädlichen Stoffe enthält.

Wenn auch die Salzwasserspülung (0,8 % NaCl) das Herz bis zum Stillstand erschöpft, so ist das kein Beweis dafür, dass ein Herz auf Kosten seiner eigenen Substanz nicht schlagen kann. Denn Kochsalzlösung scheint nicht im Stande zu sein, die Stoffwechselproducte des Herzens genügend zu beseitigen; befähigt man sie aber dazu, so verleiht man ihr auch dadurch sofort die belebende Kraft.

In allerdings engen Grenzen gilt dies schon von der in passender Weise mit Alkali versetzten Kochsalzlösung. Man erinnert sich hierbei der älteren Beobachtungen von Gaule¹⁾ u. A., der neueren von Albanese²⁾ am Froschherzen. Der nicht unberechtigte Einwurf, der ihnen gegenüber von der Kronecker'schen Schule gemacht worden ist, dass die alkalische Lösung nur deshalb belebend auf das durch Salzwasserdurchströmung erschöpfte Herz wirke, weil es in dem fast schwammig zerklüfteten Muskel zurückgebliebene Blutreste vollkommener ausschwemme als die reine Salzlösung — dieser Einwand hat den am Säugethierherzen angestellten Versuchen gegenüber schon darum keine Geltung, weil hier die erschöpfende Flüssigkeit sicher im Stande ist, das Gebiet der Kranzgefäße reinlich auszuspülen.

Die belebende Wirkung des Alkali erinnert an die bekannten und vielfach bestätigten Beobachtungen, die zuerst Virchow am Flimmerepithel, dann Kölliker an den Samenfäden gemacht hat, und die neuerdings Kühne³⁾ auch auf die Protoplasmabewegung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* ausgedehnt hat.

Sehr lange andauernde und kräftige Pulsationen erzielt die Spülung mit alkalischer Kochsalzlösung nicht; wohl aber sind solche, wie die obigen Darlegungen gezeigt haben, bei Anwendung der von Ringer angegebenen Salzlösung zu gewinnen. Lange Zeit hindurch — mindestens eine halbe Stunde lang — erhalten sich hier die bald nach Beginn der Spülung einsetzenden, oft sehr kräftigen Herzschläge fast auf gleicher Höhe und bei voller Regelmässigkeit.

Die unzweifelhaft bedeutsame Rolle, welche die von Ringer ausser dem Alkali und dem Natriumchlorid seiner Lösung nach beigefügten Salze spielen, ist noch nicht erklärt; es wäre denkbar, dass die Salze gerade in dieser Zusammenstellung einen Reiz auf das

1) Gaule, Archiv für Anat. u. Physiol., Phys. Abth. S. 291 ff., 1878.

2) Albanese, a. a. O.

3) Kühne, Zeitschrift für Biologie Bd. 36, N.-F. Bd. 18 S. 469 Fussnote. 1898.

Herz ausüben, der es, unterstützt von der Wirkung des Alkali, anspornt, mit möglichster Ausnutzung seiner eigenen Spannkkräfte das Höchste zu leisten, was es ohne Zufuhr von kräftigendem Material überhaupt leisten kann. Ich will aber mit dieser, mit allem Vorbehalt gegebenen Erklärung anderen, vielleicht besser begründeten Deutungen nicht vorgegriffen haben.

Auffallend war in meinen Versuchen die Thatsache, dass blutfarbstoffarmes Serum nicht, wie erwartet werden konnte, mehr, sondern eher weniger leistete als die Ringer'sche Lösung; denn wenn auch hier bei Beginn der Durchleitung das Herz kräftig zu pulsiren anfang, so war doch ein verhältnissmässig schneller Nachlass in der Stärke der Contractionen zu beobachten. Dies galt nicht nur für fremdes Serum — Hund, Pferd, — sondern auch, von Katzen-serum. Wenn es sich hierbei nicht um einen, allerdings durch seine Constanz überraschenden Zufall handelt, könnte diese Thatsache vielleicht im Sinne der oben supponirten Reizwirkung der Ringerlösung gedeutet werden.

Ich habe mich in meinen Versuchen mit der Frage, welcher Werth dem Sauerstoff für die Ernährung des Herzens und die Unterhaltung seiner Thätigkeit beizumessen ist, nicht eingehender beschäftigt. Meine Erfolge mit den anorganischen Salzlösungen machen es jedoch wahrscheinlich, dass bereits eine äusserst geringe Menge freien Sauerstoffs ausreichend ist, dem Sauerstoffbedürfniss des Herzens zu genügen.

Dass aber ein solches Sauerstoffbedürfniss besteht, geht überzeugend aus meinen Versuchen mit Serum hervor. Um nämlich die Pulse bei Serumspülung nur einigermaassen auf einer gewissen Höhe erhalten zu können, bedurfte es einer sehr intensiven Durchströmung des Herzens (durchschnittlich passirten das Herz 60 ccm Serum in der Minute, ja manchmal sogar bis zu 80 ccm); Salze und Serumalbumin standen dem Herzen in einer Menge zur Verfügung, die auch bei langsamerem Durchfluss reichlich genügt hätte, ich kann daher wohl mit Recht die erforderliche rasche Durchströmung auf Rechnung des Sauerstoffbedürfnisses setzen, der das Herz veranlasst, immer neue Mengen des sauerstoffarmen Serum zu verlangen, um dadurch wenigstens einigermaassen seinen Lufthunger zu befriedigen.

Erfahrungen ähnlicher Art mögen es auch gewesen sein, die

Porter¹⁾ bestimmt haben, sein mit Serum gespeistes Herzpräparat einem erhöhten äusseren Sauerstoffdruck auszusetzen, bezw. die dahin gehenden Vorschläge Locke's²⁾ zu befolgen.

Zum Schluss möge noch ein Wort zur Methodik der am überlebenden Warmblüterherzen angestellten Versuche Platz finden. Vor Kurzem hat Porter¹⁾ ein Verfahren zur Speisung des isolirten Herzens mitgetheilt, das, wie es scheint, viele Bewunderung erregt hat. So sehr auch anerkannt werden muss, wie bemerkenswerth es ist, dass ein Säugethierherz von seiner Höhlung aus durch einen rückläufigen und durch seine eigenen Zusammenziehungen unterhaltenen Blutstrom ernährt werden kann, so vermag ich doch in diesem geglückten Versuch einen Fortschritt der Methode nicht zu erkennen. Die Anwendung eines solchen Präparates zum Studium der Herzthätigkeit dürfte doch eine sehr beschränkte sein. Porter hat sich, um die Vorzüge seiner Methode in's rechte Licht zu setzen, bemüht, an dem von Langendorff zuerst eingeführten, von Porter selbst schon erfolgreich benutzten Verfahren Mängel und Unbequemlichkeiten aufzufinden, die meiner Erfahrung nach nicht existiren. Die Methode ist äusserst einfach und bequem; nicht nur im Rostocker Institut, wo sie seit vier Jahren fortwährend getübt wird, sondern auch in den Händen von Hedbom³⁾ in Stockholm und von Biedl in Wien (mündliche Mittheilung) hat sie sich durchaus bewährt.

Es sei auch hervorgehoben, dass es unrichtig ist, wenn Porter bemerkt, Langendorff habe nur die Methode von Martin und Applegarth modificirt. Erstens nämlich hat Langendorff nach seiner eigenen Angabe sein Verfahren noch ohne jede Kenntniss der in Deutschland bis dahin ganz unbekannten Abhandlung dieser Autoren ausgebildet; zweitens aber unterscheidet sich seine Methode der Herzisolation fundamental von der seiner Vorgänger dadurch, dass er, anstatt wie diese das Herz im Thiere und im physiologischen Zusammenhang mit der Lunge zu belassen, es ein-

1) Porter, Journal of the Boston Society of Med. Sciences vol. 2 p. 201. May 1898. (Vorläufige Mittheilung.) American Journal of Physiology vol. I no. 4 p. 511 ff. 1898.

2) Locke, Centralblatt für Physiologie vom 20. August 1898.

3) Hedbom, Skandinavisches Archiv für Physiologie Bd. 8 S. 147 ff., S. 169 ff. 1898.

fach ausschneidet und mit einer den Blutstrom durch die Kranzgefäße leitenden Aortencanüle versieht.

Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, dass diese einfache und keinerlei technische Schwierigkeiten darbietende Methode diejenige sein wird, deren man sich fernerhin bei Untersuchungen über die Leistungen des Warmblüterherzens vorzugsweise bedienen wird.

Erklärung der Tafel XI.

- Fig. 2. Lackfarbenes Blut durch (mit dem gleichen Volumen 0,8 %iger Kochsalzlösung) verdünntes normales Blut ersetzt.
- Fig. 7. Allmähliges Schwächerwerden der Pulse bei Serumspeisung. (*b* ist die directe Fortsetzung von *a*.)
- Fig. 9. Gruppenbildung bei Durchströmung des Herzens mit Serum.
- Fig. 14. Gleichmässiger Puls bei Spülung mit Ringer'scher Flüssigkeit.
- Fig. 16. Uebergang aus der Erschöpfung zur Thätigkeit durch alkalische Kochsalzlösung (0,01 % Natriumbicarbonat).
-

Ueber die Wirkung der ätherischen Oele auf Pilze.

Von

Th. Bokorny.

Dass in vielen Pflanzen und Pflanzentheilen pilzfeindliche Stoffe enthalten sind, in den einen mehr, den anderen weniger, stärkere und schwächere, bemerkt man deutlich, wenn man wässrige Decocte oder Aufgüsse derselben einige Tage stehen lässt; es treten dann die Bakterien oder auch Schimmelpilze nach sehr verschiedenen langer Zeit auf, fast immer später als in gleichzeitig aufgestellten Nährlösungen oder festen Nährsubstraten, welche künstlich aus Nährstoffen unter Weglassung aller schädlichen Stoffe hergestellt sind.

Ob Bakterien oder Schimmelpilze sich einstellen, hängt bekanntlich zum Theil von der neutralen oder sauren Beschaffenheit des Nährsubstrates, von der Menge des Phosphates u. s. w. ab. In stark sauren Substraten, wie manchen Pflanzensäften (z. B. Preisselbeerdecocten), können Bakterien nicht gut wachsen, hier wird sich also eine Schimmelvegetation einstellen. Bei Mangel freier Säure oder bei schwach saurer Reaction tritt Bakterienvegetation auf, wenn nicht irgend ein sonstiger den Bakterien feindlicher Stoff vorhanden ist.

An giffreien guten Nährsubstraten pflegt im Sommer schon nach 24 Stunden eine Pilzvegetation aufzutreten; Pflanzendecocte¹⁾, Aufgüsse von Pflanzen, befeuchtete Pflanzenstücke aber besiedeln sich häufig erst nach 5—6 Tagen oder noch später mit Pilzen; seltener bilden sich hier die Pilze schon nach 1—2 Tagen.

So bemerkte ich an Heidelbeeren, die mit Wasser übergossen und kurze Zeit gekocht worden waren, beim Stehen der Masse an der Luft erst nach 5 Tagen einen ersten Schimmelanflug; bei ebenso behandelter Röhrenkassie (*Cassia fistula*) nach 4 Tagen Verpilzung durch Bakterien; bei Gewürznelkendecocten nach vielen Wochen noch keine Spur von Schimmel, Bakterienhäute erst dann, als die

1) Ich nahm 25 g Pflanzen (lufttrocken) und 100 ccm Wasser.

Lösung sehr stark verdünnt wurde. Stussholzabkochung hingegen verpilzt schon nach 24 Stunden, und zwar durch Bakterien.

Eine Abkochung der sehr scharf riechenden Angelicawurzel verlief bei einigen vorläufigen Versuchen von mir bald den Bakterien und Schimmelpilzen, Zittwerabkochung blieb wochenlang frei davon.

Die Bertramswurzel (*Radix Pyrethri*) bedeckt sich, wenn sie abgekocht und an der Luft mitsamt dem Decoct stehen gelassen wird, erst nach 4—5 Tagen mit einer Pilzvegetation und zwar mit Schimmel.

Galgantwurzel (*Rhizoma Galangae*), welche in China theils als Kaumittel, theils als Gewürz und Appetit reizendes Mittel seit langer Zeit verwendet wird, ein Rhizon von scharf aromatischem Geruch und Geschmack, zeigte bei einigen Versuchen von mir nach 5 Tagen noch keine Pilzvegetation, als sie abgekocht an der Luft stehen gelassen wurde. Erst nach 8 Tagen trat ein erster Anflug von Schimmel auf.

Eine Mannaabkochung wies nach 5 Tagen noch keinerlei Verpilzung auf.

Pasta Guarana war schon nach 4 Tagen verschimmelt, als die musartige Abkochung an der Luft stehen gelassen wurde.

Koloquinthen besitzen bekanntlich einen abscheulich bitteren Geschmack; Schimmelpilze aber wissen mit diesem Nährsubstrat auszukommen, sie stellten sich auf der Abkochung binnen 5 Tagen als deutlicher Ueberzug ein.

Der Grund für diese Verschiedenheiten liegt jedenfalls in dem verschiedengradigen Vorhandensein von Pilzgiften, wie Gerbsäuren, ätherischen Oelen u. dgl. Denn fast jede Pflanze enthält in ihren Früchten, Samen, Blättern, Rinden u. s. w. so reichlich alle für Pilze nöthigen Nährstoffe, dass eine Verpilzung der Extracte u. s. w. schnellstens eintreten müsste, wenn nicht pilzfeindliche Stoffe anwesend wären.

Es schien mir nun interessant, einige Gewürze auf ihr Verhalten gegen Pilze zu untersuchen und den darin enthaltenen pilzfeindlichen Stoffen (ätherischen Oelen) nachzugehen.

Der Begriff „ätherische Oele“ ist in letzter Zeit etwas schwankend geworden, indem die chemische Untersuchung ergab, dass dazu bisher Körper von sehr verschiedener chemischer Constitution gerechnet wurden. Nur wenige zeigen Uebereinstimmung, es sind die Terpene, Kohlenwasserstoffe von der empirischen Formel $C_{10}H_{16}$, wie das Terpentinöl, Citren aus Citronenöl, Hesperiden aus Orangenöl,

Thymen aus Thymianöl, Carven aus Kümmelöl, Oliben aus Weihrauchöl, Eucalypten aus Eucalptusöl u. s. w. In naher Beziehung zu den Terpenen stehen noch die Kampherarten, welche häufig mit denselben zusammen in Pflanzensecreten vorkommen und auch künstlich durch Oxydation derselben erhalten werden können.

Die übrigen „ätherischen Oele“ sind sehr verschieden, bald Ketone, bald Aldehyde, Alkohole, Phenole, Säureester, aromatische oder Fettkörper.

Von der Gruppe der ätherischen Oele in dem Umfang, wie es in dieser Abhandlung geschieht, zu sprechen, hat vorwiegend physiologisch-biologischen Sinn. Denn die ätherischen Oele sind nach ihrer Bedeutung für die Pflanze factisch eine einheitliche Gruppe; alle sind leichtflüchtige, wohlriechende, ölige Secretstoffe, welche im Stoffwechsel keine Verwendung mehr finden, aber durch ihre pilzfeindliche Wirkung ferner als Lockmittel oder Abschreckungsmittel für Thiere grosse Bedeutung haben.

Als Mittel gegen Pilze erweisen sich manche ätherische Oele von ausgezeichneter Wirksamkeit, so dass sie vielfach schon von der medicinischen Praxis zu antiseptischen Zwecken aufgegriffen oder auch in der Kochkunst, Herstellung von Conserven u. s. w. verwendet wurden.

Bei Pilzversuchen über die ätherischen Oele ist es sehr misslich, dass manche derselben nur wenig in Wasser auflöslich sind. Um die Löslichkeit etwas zu erhöhen, wurde eine geringe Menge von Alkohol zugesetzt; in diesem wurden die Stoffe zuerst gelöst, die alkoholische Lösung wurde dann langsam unter Umrühren in das zu den Versuchen bestimmte Wasser gegossen, dann die Nahrungsmischung zugesetzt.

Häufig ist es nicht möglich, stärkere Concentrationen der wässerigen (ganz schwach weingeistigen) Lösung zu erreichen als 0,01 %. In solchen Fällen blieb nichts übrig, als eben mit so hochverdünnten Lösungen zu arbeiten; sie reichten allerdings oft aus für antiseptische Erfolge. Stärker alkoholische Lösungen anzuwenden, ist wegen der Giftigkeit des Alkohols nicht möglich,

Bei der grossen Zahl der zu den „ätherischen Oelen“ im physiologischen Sinne gehörenden Stoffe war es nicht möglich, sämtliche zu berücksichtigen. Immerhin sind die Hauptvertreter dieser physiologischen Gruppe geprüft worden.

Unter „Fäulnisspilzen“ verstehe ich in folgender Darstellung die Bakterien, die sich beim Stehen von Pepton- oder Eiweisslösungen (mit Mineralstoffen) an der Luft einzustellen pflegen, und die bekannte stinkende Gährung hervorrufen. Es können das nach Hauser allerdings dreierlei verschiedene Bakterienarten sein.

Unter „Schimmelpilzen“ verstehe ich die in der Luft gewöhnlich vorkommenden Arten von Mucor und Penicillium.

.

Versuche über Gewürznelken und Nelkenöl (Eugenol).

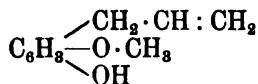
In erster Linie interessirten mich die bekannten Gewürznelken, welche so häufig als Zusatz zu Speisen gebraucht werden und bei oben erwähntem vorläufigen Versuche eine merkwürdige Pilzfestigkeit erkennen liessen.

Die Gewürznelken (Caryophylli, Blütenknospen von *Caryophyllus aromaticus* L., einem von den Molukken nach verschiedenen tropischen Ländern verbreiteten Baume aus der Familie der Myrtaceae) verdanken ihren starken Wohlgeruch, einem ätherischen Oel, das zu 16—18 %, mitunter sogar bis 28 % in ihnen enthalten ist und daraus isolirt eine dickliche, farblose oder gelbliche Flüssigkeit darstellt. Dieses Oel besteht hauptsächlich (bis zu 80 oder 90 %) aus Eugenol (Nelkensäure, Eugensäure), $C_{10}H_{12}O_2$, das den Geruch des Oeles bedingt, und einem Sesquiterpen. Weniger reichlich als in den Nelken findet sich das Nelkenöl in den unreifen Beeren des Nelkenbaumes, ebenso in den Blütenstielen.

Man schreibt dem Nelkenöl schon seit langer Zeit eine besondere Wirkung in Bezug auf Verhütung von Schimmelbildung zu, daher die Verwendung von Nelken beim Einmachen und als Zusatz zu Latwergen. Auch sollen die Dämpfe kleine Insecten tödten. Es wirkt reizend auf die Schleimhäute und vermehrt bei Application in den Mund Speichel- und Mundschleimabsonderung.

Nach Riedlin (Inaug.-Diss. München 1887) hat das Nelkenöl unter den ätherischen Oelen die stärkste antiseptische Kraft.

Da als wirksamer Bestandtheil in den Gewürznelken allgemein das Eugenol, $C_{10}H_{12}O_2$, angegeben wird, welchem die Constitution



zukommt, so verschaffte ich mir diesen Stoff und stellte mit ihm mehrere Versuche an Pilznährsubstraten an.

Die gesättigte, wässrige Auflösung von Eugenol, enthaltend 0,01 % nach einer annähernden Bestimmung, liess erst nach 3 Tagen¹⁾ (im Brütöfen) Fäulniss aufkommen, als derselben die für Fäulnisspilze passenden Nährstoffe (0,5 % Pepton, ferner etwas weinsaures Ammoniak, Dikaliumphosphat, Magnesiumsulfat) beigegeben wurden. Wurde ausser den genannten Stoffen noch 0,5 % freie organische Säure (Weinsäure und Citronensäure) beigemischt zur Unterdrückung der Bakterien, so unterblieb jede Pilzbildung; Schimmel trat bei 8 tägigem Aufenthalt der Nährlösung im Brütöfen nicht auf, trotz Infection mit Sporen, während dieselbe Nährmischung ohne Eugenol binnen 2 Tagen im Brütöfen mit Schimmel sich besiedelte. Beim Verdünnen der Eugenollösung auf's Fünffache trat binnen 2 Tagen Schimmelbildung ein.

Das Eugenol ist also ähnlich wie die Terpene (siehe Terpentinöl) ein nicht unerhebliches Gift für Fäulnisspilze, ein kräftiges für Schimmel.

In den Gewürznelken, die, in Wasser liegend, nicht schimmeln und schon seit langer Zeit als gutes Mittel gegen Schimmel gelten, ist also das Eugenol die schimmelfeindliche Substanz.

Da dasselbe die Allylgruppe enthält, ferner auch Phenolcharakter hat, so ist wahrscheinlich auf diese beiden Umstände die giftige Beschaffenheit zurückzuführen. Warum es auf Schimmel mehr wirkt als auf Bakterien, bleibt noch aufzuklären.

Versuche über Zimmt und Zimmtaldehyd.

Mit dem Namen Zimmt belegt man verschiedene ostasiatische, als Gewürz schon in den ältesten Zeiten benutzte, aromatische Rinden, welche von verschiedenen der Laurineengattung *Cinnamomum* angehörigen Bäumen stammen. Der chinesische Zimmt ist die Rinde der Zweige und junger Stämme cultivirter Exemplare von *Cinnamomum Cassia* Blume oder *Cinnamomum aromaticum* Nees, und verdankt Geruch und Wirkung dem ätherischen Oele (Zimmtöl), welches in der Heimath der Zimmtbäume dargestellt wird, neben welchem Zucker, Gummi, Stärkemehl und Gerbsäure in der Drogue

1) Ohne Eugenol trat schon nach einem Tag Fäulniss ein.

enthalten sind. Feiner und theurer ist der Ceylonzimmt von *Cinnamomum ceylanicum* (Husemann, Arzneimittellehre S. 326).

Das Zimmtöl ist frisch hellgelb, dünnflüssig, dunkelt aber und verdickt sich mit der Zeit, wobei es Krystalle von Zimmtsäure abscheidet. Es besitzt einen höchst angenehmen Geruch, schmeckt zuerst süselich, später gewürzhalt feurig und löst sich in Weingeist in jedem Verhältnisse.

Versucht man nun, eine wässrige Auflösung von bestimmtem Gehalt herzustellen, so stösst man auf dieselben Schwierigkeiten wie bei andern ätherischen Oelen. Das Zimmtöl direct in Wasser zu lösen, versuchte ich nicht. Ich stellte mir vielmehr zuerst eine weingeistige Lösung von 1 g Zimmtöl in 5 ccm Alkohol abs. her und goss diese Lösung unter beständigem Umrühren in 500 ccm Wasser. Es schied sich hierbei ein beträchtlicher Theil des Oeles als weisse Trübung aus; die feinen Oeltröpfchen sammelten sich bald zu grösseren Oeltropfen. Wie viel sich wirklich gelöst hatte, blieb unbestimmt.

Vorläufige Versuche mit dieser wässrigen Zimmtöllösung von unbestimmtem, aber jedenfalls viel geringerem Gehalt als 0,2 %¹⁾ ergaben, dass auch das Zimmtöl ein ziemlich kräftiges Pilzgift ist, vorwiegend aber giftig für Schimmel. Denn eine sehr gute Nährmischung (aus Pepton; weinsaurem Ammon; Kaliumphosphat und Magnesiumsulfat hergestellt) blieb pilzfrei (auch bei Zusatz keimkräftiger Schimmelsporen), als sie mit 0,1 % Weinsäure, + 0,1 % Citronensäure angesäuert und dann mit der Zimmtöllösung versetzt wurde.

Die Controlflüssigkeiten, welche ebenso, aber ohne Zimmtöl angesetzt wurden, besiedelten sich binnen 2 Tagen mit Schimmel.

Hingegen wird das Pilzwachsthum in neutraler Nährlösung (mit Pepton, weinsaurem Ammon u. s. w. wie oben, ohne organische Säure) weniger behindert; es stellen sich langsam Fäulnisspilze (Bakterien) ein, wenn die neutrale Nährmischung zu wässriger Nelkenöllösung gesetzt wird.

Aehnlich verhält es sich auch mit einer Zimmtabkochung von 25 g Zimmt in 100 ccm Wasser. Der erhaltene Extract verhindert Pilzvegetation, Schimmelbildung in sauren Nährlösungen, sogar dann noch, wenn nur 10 ccm der Abkochung auf 100 ccm Nähr-

1) Eine spätere Bestimmung der Löslichkeit in Wasser ergab 1:15000!

lösung angewandt werden. Fäulniss aber tritt in jenen peptonhaltigen Nährlösungen allmählig ein, wenn sie neutral gehalten und mit Zimmtabkochung versetzt werden.

Lässt man die Zimmrinde in wenig Wasser liegen, oder beobachtet man die eben erwähnte Abkochung (25 g Rinde auf 100 g Wasser) für sich längere Zeit, so findet man, dass jegliche Pilzbildung ausgeschlossen bleibt. Die Zimmrinde ist durch das in ihr enthaltene Gift pilzfest.

Das Zimmtöl und das Kassiaöl enthalten als Hauptbestandtheil den Zimmtaldehyd, $C_6H_5 \cdot CH : CH \cdot CHO$.

Zimmtaldehyd löst sich leicht in wenig Alkohol auf. Die Lösung von 1 g Zimmtaldehyd in 5 ccm Alkohol schied aber beim Eingiessen in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser einen beträchtlichen Antheil des Aldehyds in Form feiner Tröpfchen wieder aus, so dass die wässrige Lösung also schwächer als 0,2 procentig ausfiel.

In Wirklichkeit enthielt diese Lösung, wie eine ungefähre Bestimmung ergab, nur etwa 0,01 % Zimmtaldehyd.

Versuche mit gesättigten wässrigen Lösungen (also 0,01 %) von Zimmtaldehyd ergaben, dass darin aufgelöstes Pepton (0,5 % Pepton, ausserdem 0,25 weinsaures Ammoniak, 0,05 Dikaliumphosphat, 0,01 Magnesiumsulfat) nicht in Fäulniss übergeht, auch wenn die Lösung neutral gehalten wird; Schimmelbildung (in der mit Citronensäure angesäuerten Lösung) unterbleibt ebenfalls, auch bei längerem Aufenhalt im Brütöfen und absichtlichem Zusatz von Schimmelsporen.

Verdünt man die Zimmtaldehydlösungen auf's Fünffache unter erneutem Zusatz von Nährstoffen, so tritt bei neutral gehaltener Reaction binnen 2 Tagen Fäulniss ein, bei saurer Reaction keinerlei Pilzvegetation; der Schimmel, welcher sich sonst einstellen würde, vermag selbst bei dieser grossen Verdünnung des Zimmtaldehydes nicht zu wachsen. Die ziemlich starke Giftigkeit des Zimmtaldehydes ist zum Theil auf die Aldehydgruppe, zum Theil aber auch auf die Atomgruppe $CH : CH$ (und auch auf C_6H_5) zurückzuführen; denn auch Zimmtalkohol ist giftig.

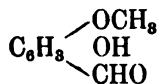
Wäre die Löslichkeit des Zimmtaldehyds eine grössere, so könnten sicherlich ziemlich respectable antiseptische Erfolge damit erzielt werden.

Zimmtalkohol (Styron, Styrylalkohol, Cinnamylalkohol) verhindert bei 0,1 % Schimmelbildung und Fäulniss, bei 0,02 % aber treten beide ein (Schimmelbildung etwas verlangsamt).

Versuche über Vanille und Vanillin.

Die unter diesem Namen in den Handel kommenden, nicht völlig reifen, in eigenthümlicher Weise getrockneten Fruchtkapseln der Orchidee *Vanilla planifolia* enthalten ein dunkelbraunes Mark mit vielen kleinen runden Samen und sind auf der Oberfläche von zahllosen weissen Krystallen wie bereift, die der Vanille ihren ausserordentlich feinen Geruch geben.

Letztere bestehen aus Vanillin (Vanillakampher), einem neuerdings häufig, besonders aus dem Koniferin der Nadelhölzer, künstlich dargestellten Methyläther des Aldehyds der Protokatechusaure;



Vanillin

es ist auch im Innern der Frucht vorhanden. Gute Sorten enthalten davon 1,7 bis 2,75 %.

Zur vorläufigen Orientirung übergoss ich 25 g dieses feinen Gewürzes mit 100 ccm heissem Wasser und liess die Früchte mit dem gebildeten Extract in einer offenen, nur lose mit einer Glasplatte bedeckten mittelgrossen Porzellanschale stehen. Es stellten sich binnen mehreren Wochen keinerlei Pilze ein, ein Zeichen, dass starke Pilzgifte in der Vanilleschote enthalten sein müssen. Die Reaction des Extractes war ziemlich stark sauer, so dass darauf das Ausbleiben von Bakterienvegetation zurückgeführt werden kann. Aber Schimmelbildung hätte eintreten müssen, wenn nicht ein anderweitiges starkes Gift es verhindert hätte.

Ob dieses Gift das Vanillin sei, ermittelte ich, indem ich reines Vanillin (von Kahlbaum), 1 g, in einigen Cubikcentimetern Alkohol löste und die Lösung in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser goss; es schied sich nichts aus, ich hatte somit eine 0,2procentige wässerige Auflösung von Vanillin.

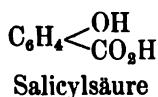
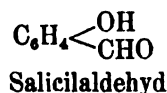
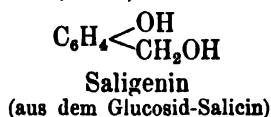
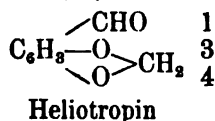
Diese Lösung wurde nun zunächst zu gleichen Volumina mit a) einer fäulnissfähigen Pilznährlösung; b) einer für Schimmelpilze

günstigen, den Bakterien ungünstigen (sauren) Nährlösung vermischt, dann inficirt.

In der für Fäulnisspilze präparirten Nährlösung entstand nach dem Hinzumischen von einem gleichen Volumen 0,2procentiger wässeriger Vanillinlösung, also bei 0,1 % Vanillingehalt, erst nach sechs Tagen Aufenthalt im Brütofen Fäulniss, während ohne Vanillin schon nach einem Tage Fäulniss auftrat.

Schimmelbildung wurde durch 0,1 % Vanillin vollständig verhindert; erst beim Verdünnen mit Nährlösung auf's Fünffache kamen nach zwei Tagen Schimmelrasen. Bei 0,02 % vermag also das Vanillin die Schimmelbildung nicht mehr aufzuhalten.

Im Anschluss an das Vanillin sei hier das Heliotropin oder Piperonal (und einige andere Stoffe) erwähnt, ein künstlicher Riechstoff, der aus Pfefferöl hergestellt wird. Bei 0,1 % verzögert dieser Stoff die Fäulniss sehr beträchtlich und verhindert die Schimmelbildung (letzteres noch bei 0,02 %).



Wie aus der Formel ersichtlich ist, enthält das Heliotropin eine Aldehydgruppe.

Saligenin, ein Alkohol und Phenol zugleich, ist sehr wenig giftig; binnen zwei Tagen tritt bei 0,1 % Fäulniss auf, binnen vier Tagen Schimmelbildung.

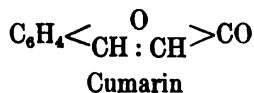
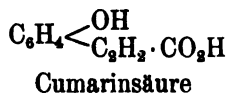
Hingegen ist Salicylaldehyd ein sehr wirksames Pilzgift; binnen acht Tagen tritt bei 0,1 % Salicylaldehydgehalt keine Fäulniss und keine Schimmelbildung in entsprechenden Nährsubstraten auf; Schimmelbildung unterbleibt sogar bei 0,02 %. Da die Salicylsäure zwar bei 0,1 % noch die Verpilzung unterdrückt, bei 0,02 % aber Schimmelbildung aufkommen lässt (nach Versuchen von mir)¹⁾, so ist der Salicylaldehyd als stärker giftig zu erachten wie die so viel gebrauchte Salicylsäure; man sieht den Einfluss der Aldehydgruppe.

1) Salicylsäure habe ich, im Gegensatz zu manchen anderweitigen Befunden und Angaben, wesentlich stärker antiseptisch gefunden als die Carbolsäure.

Cumarin.

Das Cumarin findet sich in einer Anzahl einheimischer und exotischer wohlriechender Pflanzen, z. B. in dem den Geruch des Heus verursachenden Ruchgras (*Anthoxanthum odoratum* L.), ferner im Waldmeister (*Asperula odorata* L.), in den Tonkabohnen (*Dipterix odorata* Willd.), in den sogen. Fahamblättern (Bourbonthee), den als Thee gegen Schwindsucht benutzten Blättern der auf den Maskarenen wachsenden Orchidee *Angraecum fragrans* Thouars, im Steinklee (*Melilotus* off.), auch in den Datteln. Es ist in grossen Gaben toxisch.

Chemisch ist es aufzufassen als das Esteranhydrid der α -Cumar-säure oder Cumarinsäure:



Gegen gewöhnliche Schimmelpilze und Fäulnisspilze ist es ziemlich wirksam. Denn die 0,2 procentige Auflösung von Cumarin in Wasser¹⁾ verhindert die Fäulniss einer sehr guten Nährlösung für Fäulnisspilze (mit $\frac{1}{2}\%$ Pepton), sogar bei acht Tage langem Stehen im Brütöfen (bei 28—30 °), wenn sie zu gleichen Volumina damit vermischt wird. In einer sehr guten Nährlösung für Schimmelpilze, welche sonst binnen drei Tagen grosse Schimmelrasen ansetzte, unterblieb die Schimmelbildung acht Tage lang (im Brütöfen), als sie mit dem gleichen Volumen der 0,2 procentigen Cumarin-Lösung versetzt wurde. Man kann also sagen, dass Cumarin bei einer Concentration von 0,1 % das Wachstum von Schimmel und Fäulnisspilzen selbst in guten Nährlösungen verhindert.

Ein Versuch mit verschiedenartigen andern Mikroorganismen, wie sie im Schlamm unserer Gewässer vorkommen, ergab, dass das Cumarin auch für diese giftig sei.

Nach 12stündigem Aufenthalte in der 0,1 procentigen Cumarin-Lösung war sämtliche Bewegung erloschen. Während vorher Infusorien, Diatomeen, Schwärmer von Algen und Pilzen, Spirillen, Oscillarien, mikroskopisch kleine Würmer, Räderthierchen etc. ihre Bewegungen, jedes in seiner Art, rastlos machten, erschien der Schlamm nachher wie unbelebt; nirgends mehr Bewegung.

1) Hergestellt durch Lösen in wenig Alkohol und Eingiessen der alkoholischen Lösung in Wasser (alles Cumarin bleibt in Lösung).

Verdünnt man das Cumarin noch weiter, auf das Fünffache, so dass nur 0,02 % davon in der Nährlösung enthalten sind, so vermag es in dieser hohen Verdünnung die Schimmel- und Fäulnispilze nicht mehr zu unterdrücken.

Die Grenze der Giftigkeit gegen Pilze liegt also hier zwischen 0,1 und 0,02 %.

Wenn wir die Giftigkeit des Cumarins gegen Schimmel- und Fäulnispilze vergleichen mit derjenigen anderer hier besprochener Stoffe, so finden wir, dass das Cumarin zu den Giften von mittlerer Stärke gehört.

Denn die eigentlichen ätherischen Oele, die Terpene, wirken oft bei noch viel grösserer Verdünnung. Das Terpentinöl z. B. löst sich in Wasser nur zu 0,002 % auf. Trotzdem wird hierdurch die Schimmelbildung verhindert.

Zimmtaldehyd verhindert noch bei 0,002 % das Schimmelwachsthum, bei 0,01 % die Fäulniss.

Eugenol verhindert bei 0,01 % die Schimmelbildung; Fäulniss wird verlangsamt.

Vanillin ist ungefähr gleichgiftig wie Cumarin. Durch 0,1 % Vanillin wird Schimmelbildung verhindert. Durch 0,02 % nicht mehr. Aehnlich bei Bittermandelöl. Salicylaldehyd aber ist wieder etwas stärker giftig, denn 0,02 davon verhindert die Schimmelbildung.

Wintergrünöl, Salol.

Das Wintergrünöl, Oleum Gaultheriae, enthält als Hauptbestandtheil die Methylsalicylsäure oder den Salicylsäuremethylester, $\text{C}_6\text{H}_4\text{CO}_2\text{CH}_3$; es ist ein angenehm riechendes und süsslich gewürzhaft schmeckendes ätherisches Oel der nordamerikanischen Ericacee Gaultheria procumbens. In den vereinigten Staaten gilt es beim Volke als eine wahre Panacee; als antiseptisches Verbandmittel ist es in 2,5 procentiger alkoholischer Lösung empfohlen worden. Seine antibakterielle Wirkung soll so ziemlich derjenigen der Salicylsäure entsprechen.

Nach meinen Erfahrungen zählt aber das Wintergrünöl durchaus nicht zu den stark antiseptischen Stoffen.

Denn in 0,1 procentiger wässriger Auflösung des Wintergrünöles tritt bald Fäulniss bzw. Schimmelwachsthum auf, wenn man die betreffenden Pilznährmischungen hinzufügt und mit Sporen inficirt.

Bekanntlich ist die Salicylsäure ein vielfach verwendetes Pilzgift; sie empfiehlt sich durch ihre Unschädlichkeit in grösseren Dosen; durch den bitteren intensiven Geschmack ist aber ihre Anwendung vielfach eingeschränkt.

Vergleichen wir die Giftwirkung der Salicylsäure, welche unter den drei Carbonsäuren des Phenols, die am meisten antiseptische ist, aber immer noch schwächer (?) als Phenol sein soll¹⁾, mit der antiseptischen Wirkung der Methylsalicylsäure, so finden wir, dass die Salicylsäure ein kräftigeres Pilzgift ist als Wintergrünöl. Denn bei 0,1 % Salicylsäuregehalt wächst in einer guten Nährlösung für Schimmel kein Schimmelpilz, Fäulniss tritt bei 0,1 % Salicylgehalt eines fäulnissfähigen Nährsubstrates ebenfalls nicht ein.

Das Salol oder der Salicylsäurephenyläther, $\text{C}_6\text{H}_4 \begin{smallmatrix} \text{OH} \\ \diagup \\ \text{CO}_2 \end{smallmatrix} \cdot \text{C}_2\text{H}_5$, besitzt an sich keine deletäre Wirkung auf Bakterien; trotzdem wird es als Ersatz für die Salicylsäure gebraucht.

Nach meinen Versuchen verzögert Salol bei Sättigungsconcentration (etwa 0,005 %) die Fäulniss nicht wesentlich, Schimmelbildung wird merklich verlangsamt. Bei grösserer Löslichkeit wäre die antiseptische Wirkung vielleicht ganz respectabel.

Bittermandelöl (Benzaldehyd).

Dieser Aldehyd, $\text{C}_6\text{H}_5 \cdot \text{CHO}$, ist von nicht unerheblicher Giftigkeit für Schimmel- und Fäulnisspilze.

In 0,1 procentiger Lösung tritt weder Schimmelbildung noch Fäulniss auf, wenn die betreffenden Pilznährmischungen und lebende Keime hinzugefügt werden.

Erst bei der Verdünnung 0,02 % können sich beiderlei Pilze entwickeln.

Aldehyde sind bekanntlich auch sonst als ziemlich starke Gifte bekannt. So werden nach H. Buchner Typhusbacillen von Formaldehyd noch bei einer Verdünnung von 1:20 000 getödtet und noch bei 1:40 000 in ihrer Entwicklung geschwächt. Durch Paraldehyd werden Algen noch bei einer Verdünnung von 0,02 % binnen 24 Stunden getödtet. Acetaldehyd ist nach Kitasato und Weyl ein starkes Gift für anaerobe Spaltpilze.

1) Nach meinen Versuchen ist sie stärker antiseptisch.

Traubenzucker freilich enthält die Aldehydgruppe, ist aber doch nicht giftig, sondern ein vortrefflicher Nährstoff, woraus hervorgeht, dass die Schädlichkeit der Aldehydgruppe durch benachbarte Atomgruppen desselben Molecüls paralysirt werden kann. (O. Loew.)

Oenanthäther (Weinöl, Cognacöl).

Er findet sich in geringer Menge im Wein und besteht aus Caprinsäure¹⁾ und Caprylsäure²⁾, die an Isoamylalkohol und Aethylalkohol gebunden sind.

Bei einem mit Schimmel angestellten Versuche zeigte sich, dass 0,01 % Oenanthäther (mehr löst sich nicht im Wasser) nicht im Stande ist, Schimmelbildung zu verhindern. Schon nach 4 Tagen zeigte sich Schimmel in der betreffenden Nährlösung.

Cymol, Cuminol.

Römisch Kümmelöl. Dem Kümmel verwandt ist der in einigen Gegenden als Gewürz beliebte Mutterkümmel oder römische Kümmel, von der ägyptischen Umbellifere Cuminum Cyminum stammend; sein ätherisches Oel (römisch Kümmelöl) besteht hauptsächlich aus Cymol, $C_{10}H_{14}$, das beim Menschen zu 2,0—3,0 Kopfschmerzen, Schlaflosigkeit und Erbrechen bewirkt und im Körper zu Cuminsäure oxydirt wird; ferner aus Cuminol.



Cymol Cuminol, Cuminaldehyd.

Von der Firma Kahlbaum in Berlin bezogenes reines Cymol wurde von mir zu einigen Versuchen über die antispetische und schimmelwidrige Eigenschaft desselben gebraucht.

Ich löste 1 g Cymol in 5 ccm Alkohol und goss die alkoholische Lösung in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser. Sofort schied sich ein Theil des Cymol's aus. Diese in unbestimmtem Grade schwächer als 0,2 procentige wässerige Cymollösung³⁾ wurde mit dem gleichen Volumen einer Nährlösung für Fäulnisspilze und ferner auch einer für Schimmelpilze vermischt, dann infectirt.

1) Caprinsäure = $CH_3(CH_2)_8 \cdot CO_2H$.

2) Caprylsäure = $CH_3(CH_2)_6 \cdot CO_2H$.

3) Später bestimmte ich die Sättigungsconcentration zu ungefähr 0,008 %.

Es erwies sich in gesättigter Lösung als fast unschädlich für Schimmel- und Fäulnisspilze. Denn die Verschimmelung trat mit Cymol fast eben so schnell und kräftig an einer Schimmelnährlösung ein, wie ohne Cymol; allerdings löst sich dieses nur wenig in Wasser. Die Fäulniss einer fäulnissfähigen Flüssigkeit erlitt durch Cymol keine Verzögerung.

Cuminol¹⁾ ergab bei ganz analoger Versuchsanstellung Folgendes: Es ist für Pilze ziemlich schädlich. Denn, obwohl es sich nur wenig in Wasser löst (1 g Cuminol mit 5 ccm Alkohol vermischt und zu $\frac{1}{2}$ Liter Wasser gesetzt, gibt starke Auscheidung) werden Fäulnisspilze 6 Tage lang, Schimmelpilze 8 Tage lang und länger an der Entwicklung in entsprechenden Nährlösungen bei Brüttemperatur gehindert, wenn man Cuminol bis zur Sättigung zusetzt.

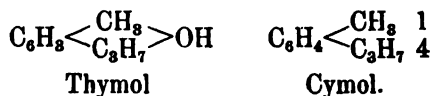
Verdünnt man diese Lösungen auf das Fünffache durch Zumischung von 4 Volumina der entsprechenden Nährlösung, so tritt binnen 2 Tagen Fäulniss bezw. Verschimmelung ein.

Man ersieht aus dem Vergleich zwischen Cymol und Cuminol, wie durch den Eintritt der Aldehydgruppe CHO statt CH_3 die Giftigkeit erhöht wird.

Interessant ist ferner auch der Vergleich zwischen dem Cymol und den Terpenen, welche als cymoldihydrate $\text{C}_{10}\text{H}_{14}$, H_2 aufgefasst werden (siehe Terpentin).

Thymol.

Thymian; Thymol. Die Blätter von *Thymus vulgaris* L. sowohl wie auch von *Thymus Serpyllum* L. sind durch besonders feinen Wohlgeruch ausgezeichnet, welchen sie ätherischen Oelen verdanken. Das aus *Thymus vulgaris* destillierte Thymianöl, Oleum Thymi, ist durch einen Gehalt an Thymol ausgezeichnet, welches sich in weniger als dem gleichen Gewichte Alkohol und in 1100 Theilen Wasser löst. Ausserdem sind darin Cymol ($\text{C}_{10}\text{H}_{14}$) und Thymen ($\text{C}_{10}\text{H}_{16}$) enthalten.



Nach Liebreich und Lewin, sowie Husemann wirkt das Thymol auf alle Fäulniss- und Gährungsvorgänge des Fleisches,

1) In Wasser ebenso schwach löslich wie Cymol.

der Milch, des Harns, des Zuckers noch intensiver hemmend ein als Carbonsäure und Salicylsäure. Ausserdem soll es auch die Schimmelbildung verhindern. Lösungen von 1:1000 sollen allen Anforderungen genügen, welche man an ein gährungs- und fäulnisswidriges Mittel stellen kann (auf höhere Thiere wirkt es nach Husemann weit weniger giftig als Phenol, zehn Mal schwächer). Doch hat sich das Thymol als Ersatzmittel des Phenols im Lister'schen Wundbehandlungsverfahren nicht einbürgern können (die 0,1procentige Lösung zu wenig antiseptisch?). Nothnagel und Rossbach, Arzneimittellehre S. 488.

Nach L. Buchholtz wird in einer Lösung von 10 g Kandiszucker, 1 g weinsaurem Ammoniak und 0,5 g phosphorsaurem Kalium in 100 g Wasser die Entwicklung von Bakterien verhindert durch Zusatz von Thymol 1:2000 oder Thymianöl 1:1000, das Fortpflanzungsvermögen von Bakterien vernichtet durch Thymol 1:200. R. Koch hat in seiner bekannten Arbeit über Desinfection mitgetheilt, dass durch Thymol von 1:1340 die Entwicklung von Milzbrandbakterien in frisch inficirtem Fleischwasser verhindert wird (nicht bei 1:2220); im Fleischwasser entwickelte, lebhaft bewegliche Bakterien werden getödtet bei 1:1340; das Keimvermögen der Sporen wird verhindert durch 1:20 (nicht 1:130). Von starker Einwirkung auf die Milzbrandsporen erwiesen sich unter vielen nur wässrige Lösungen von Sublimat (1 %), Osmiumsäure (1 %), Chlor, Brom (2 %); sie tödten binnen 24 Stunden.

Das Thymol gehört nach R. Koch zu den hervorragend antiseptischen, d. i. entwicklungshemmenden Mitteln; es behindert das Wachsthum der Milzbrandbacillen in Fleischpeptonlösung merklich schon bei 1:80 000 (Sublimat bei 1:1 000 000; Senföl bei 1:330 000; Allylalkohol bei 1:160 000; Terpentinöl bei 1:75 000; Pfefferminzöl bei 1:33 000; Pikrinsäure bei 1:10 000; Nelkenöl bei 1:5000; Salicylsäure bei 1:3300; Kampher bei 1:2500; Salzsäure bei 1:2500; Benzoëssäure bei 1:2000).

Meine eigenen Versuche sind folgende: Zunächst wurde eine wässrige Lösung des Thymianöles herzustellen versucht, geradeso wie bei Minze beschrieben; es erfolgte hier wie dort eine Ausscheidung; die erhaltene Lösung war also in unbestimmtem Grade schwächer als 0,2 %.

Beim Vermischen mit gleichem Volumen fäulnissfähiger Nahrungslösung, ferner (in einem zweiten Versuch) mit dem gleichen Volum

Schimmelnährlösung (siehe Pfefferminzöl) zeigte sich, dass die Fäulniss durch jene wässrige Thymianöllösung nicht verhindert wurde. Nach 2 Tagen stellte sich auf der peptonhaltigen, neutralen Nährlösung eine Decke von Fäulnisspilzen ein.

In der (sauren) Schimmelnährlösung zeigte sich nach Zusatz des gleichen Volumens Thymianöl längere Zeit keine Schimmelvegetation¹⁾, trotzdem Sporen zugesetzt wurden und die Temperatur im Brütöfen, wo der Versuch aufgestellt war, 28° betrug. Erst nach achttägiger Versuchsdauer (im Brütöfen) stellten sich kleine Schimmelräschen am Boden des Gefässes mit der Nährflüssigkeit ein.

Das Thymol ist in Alkohol leicht löslich, scheidet sich aber beim Eingiessen in Wasser zum Theil wieder aus; ich nahm 1 g Thymol auf 5 ccm Alkohol, diese Lösung wurde in 500 ccm Wasser gegossen. Erst wenn man sehr grosse Mengen von Wasser anwendet, etwa 1 1/2 Liter auf 1 g Thymol, so bleibt alles Thymol gelöst. Die gesättigte wässrige Lösung enthält in 1100 Theilen Wasser 1 Theil Thymol.

Bei letzterer Concentration verhindert das Thymol sowohl Fäulniss wie Schimmelwachsthum. Eine fäulnissfähige Nährlösung, die sonst binnen einem Tage in Fäulniss überging, hatte mit Thymol nach 6 Tagen im Brütöfen noch keine Fäulnisspilze angesetzt (auch keine andern); eine für Schimmel gut passende Nährlösung blieb 6 Tage lang bei 30° Schimmel frei.

Einige Umbelliferenöle.

Fenchel; Fenchelöl. Das in Italien und Griechenland wildwachsende, in Deutschland angebaute *Foeniculum capillaceum* s. vulgare Gaertner (*Anethum Foeniculum* L.) enthält in seinen Früchten 3—4% ätherischen Oels, des Fenchelöls. Dasselbe ist farblos oder gelblich, etwas dickflüssig und besteht zu 2/3 aus Anethol, $C_{10}H_{18}O$, einem bis + 5° sich ausscheidenden Stearopten, zu 1/3 aus Kohlenwasserstoffen; auf Thiere wirkt es giftig, doch nicht sehr stark. In richtigen Dosen angewendet, bildet es ein geschätztes Arzneimittel.

1) Dementsprechend bildet sich auf Thymiankraut, wenn 25 g desselben mit 100 ccm heissem Wasser übergossen werden, bei längerem (8 tägigem) Stehen an der Luft keine Schimmel- oder sonstige Pilz-Vegetation. Erst nach drei Wochen etwas Schimmel.

Wenn man Fenchel mit kochendem Wasser (100 ccm Wasser auf 25 g Fenchel) übergiesst und die Früchte mit dem Extract an der Luft stehen lässt, so zeigt sich innerhalb der ersten Tage keine Pilzvegetation; erst nach acht Tagen treten kleine Mengen von Schimmel auf. Die Pilzvegetation ist offenbar stark gehemmt durch das ätherische Oel der Fenchelfrucht.

Bei einigen Brütovenversuchen mit Fenchelöl in gesättigter wässriger Lösung und den öfters genannten peptonhaltigen Pilznährlösungen stellte sich heraus, dass sechs Tage hindurch die Schimmelbildung — trotz günstiger Bedingungen und reichlichem Zusatz lebensfähiger Schimmelsporen (*Penicillium* u. *Mucor*) — unterbleibt, wenn man die Nährlösung und das Fenchelölwasser zu gleichen Theilen mischt. Ohne Fenchelöl trat schon am dritten Tag deutliche Schimmelvegetation auf; das Wachsthum des Schimmels wird also stark gehemmt durch das Fenchelöl, das übrigens wie die meisten ätherischen Oele nur sehr wenig in Wasser löslich ist und natürlich nur mit den gelösten Anteilen schädlich auf die Pilze wirken kann.

Die Fäulniss wird durch Fenchelwasser nur wenig gehindert; binnen drei Tagen tritt sie ein.

Da der Hauptbestandtheil des Fenchelöles Anethol ist, so stellte ich mit diesem Stoffe analoge Versuche an. Derselbe ist in unbestimmtem Grade schwächer löslich in Wasser als zu 0,2%¹⁾; mit solchen gesättigten, durch Zugiessen von 1 g Anethol in Weingeist zu $\frac{1}{2}$ Liter Wasser erhaltenen Lösungen operirte ich und sah, dass es bei dieser Concentration Schimmelbildung verhindert. Fäulnisspilze werden wesentlich in ihrer Entwicklung gehemmt (siehe auch das beim Anis Gesagte).

Auch in der Anisfrucht (aus Aegypten und griechischen Inseln stammend, bei uns cultivirt) ist ein ätherisches Oel (bis 2%) enthalten, das Anisöl, welches hauptsächlich aus Anethol besteht ($C_{10}H_{12}O$).

Darum bleiben Anisfrüchte, mit heissem Wasser (100 ccm auf 25 g Anis) übergossen und an der Luft stehen gelassen, längere Zeit pilzfrei; erst nach acht Tagen treten kleine Schimmelräschen auf.

Versuche mit Pilznährlösungen und Anisöl ergaben ganz ähnliche Resultate wie die beim Fenchelöl beschriebenen.

1) Eine spätere Bestimmung ergab 0,005 %.

Durch Zusatz von wässriger Anislösung (die ebenfalls sehr verdünnt war, wegen der geringen Löslichkeit des Anisöles in Wasser) zu Pilznährlösungen (im Verhältniss 1 Vol. Nährlösung zu 1 Vol. Anisölwasser) wurde die Schimmelbildung sechs Tage hindurch — trotz günstigster Vegetationsbedingungen — verhindert; die Fäulniss fäulnissfähiger Flüssigkeiten aber wurde nur wenig aufgehalten.

Versuche mit Anethol, dem Hauptbestandtheil des Anisöles, gaben ähnliche Resultate. Schimmelbildung wurde durch Anethol (im Sättigungszustande) acht Tage lang bei Brüttemperatur ganz unterdrückt; Fäulnisspilze stellten sich in einer dafür passenden Nährlösung erst nach sechs Tagen als schwach opalescirende Trübung ein. Das Anethol löst sich dabei sehr wenig in Wasser auf (etwa 0,05 %); 1 g in Alkohol gelöst und in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser gegossen, gibt starke Trübung.

Im Coriander, den Früchten der in Deutschland cultivirten Umbellifere *Coriandrum sativum* L. ist ein angenehm riechendes ätherisches Oel enthalten, das vorwaltend aus Borneol besteht.

Borneol, $C_{10}H_{17} \cdot OH$, ist ebenso wie der gewöhnliche Kampher giftig für Schimmel- und Fäulnisspilze. Dasselbe löst sich sehr wenig in Wasser, jedenfalls schwächer als zu 0,1 %; trotzdem wirkt es bei Sättigungsconcentration entwicklungshemmend.

Von E. Kahlbaum in Berlin bezogenes reines Borneol löst sich leicht in Alkohol (1 g in etwa 5 g Alkohol), die alkoholische Lösung bringt beim Eingiessen in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser eine starke weisse Trübung hervor; es scheidet sich viel Borneol ab.

Trotzdem unterbleibt die Fäulniss sechs Tage lang, wenn man eine sehr gute Nährlösung für Fäulnisspilze zu gleichen Vol. mit jener gesättigten Auflösung von Borneol in Wasser vermischt. Dessgleichen die Schimmelbildung sieben Tage lang, bei Zusatz von Borneol zu Schimmelnährlösungen.

Der Dill, die Frucht der Umbellifere *Anethum graveolens*, liefert das Dillöl, welches zu $\frac{1}{3}$ aus Carvol, zu $\frac{2}{3}$ aus Limonen besteht.

25 g Dill, mit 100 ccm heissem Wasser übergossen und an der Luft stehen gelassen, zeigen nach sechs Tagen Schimmelbildung.

Carvol, $C_{10}H_{14}O_1$, erwies sich bei besonderen Versuchen (siehe Kümmel) als starkes Gift für Schimmel und Fäulnisspilze, trotzdem es sehr wenig in Wasser löslich ist (viel weniger als zu 0,2 %).

Fäulniss wurde sechs Tage lang, Schimmel acht Tage lang verhindert durch Carvol im Sättigungszustand (etwa 0,05%).

Gewöhnlicher Kümmel; Kümmelöl. Die Frucht des im nördlichen und mittleren Europa einheimischen, in Holland, England und Deutschland angebauten Wiesenkümmels, *Carum Carvi* L., verdankt ihren aromatisch brennenden Geschmack dem darin enthaltenen ätherischen Oele, das 5 bis selbst 7% beträgt. Es besteht vorwiegend aus Carvol, $C_{10}H_{14}O$, neben Carven, dem ebenfalls die Formel $C_{10}H_{14}O$ zukommt.

Kümmelöl ist in grösseren Mengen toxisch und kann beim Menschen Frösteln, Hitze, Congestionen und Delirien, bei Thieren Krämpfe und Tod (schon zu 4,0 bei Kaninchen) bedingen (Husemann Arzneimittel, pag. 327).

Ob das ätherische Oel des Kümmels wirksam gegen Bakterien sei, und ob damit auch gegen Schimmel angekämpft werden könne, erprobte ich an dem Hauptbestandtheil desselben, dem Carvol, $C_{10}H_{14}O$, einer angenehm riechenden Flüssigkeit.

Leider ist es auch hier nicht möglich, Lösungen von 0,1% oder auch nur 0,02 herzustellen. Das Oel löst sich leicht in Alkohol auf (auf 1 g Carvol nahm ich 5 ccm Alkohol); beim langsamen Eingiessen der alkoholischen Lösung in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser (unter steten Umrühren) schied sich ein beträchtlicher Theil des Carvols aus, so dass die Lösung in sehr beträchtlichem Grade schwächer ausfiel als 0,2 procentig (nur etwa 0,01 procentig).

Fäulnissfähige (peptonhaltige) Pilznährlösungen von der öfters erwähnten Zusammensetzung erhalten durch Zusatz eines gleichen Volumens der wässerigen Carvollösung eine Beständigkeit derart, dass bei sechstägigem Aufenthalt im Brütoven und reichlichem Zusatz von Fäulnissbakterien keine Fäulniss eintritt. Erst nach Verdünnung dieser Lösungen auf das Fünffache (mit Nährlösung) tritt Fäulniss ein.

Schimmelbildung wird ebenfalls verhindert, wenn man zu einer guten Schimmelnährlösung (einer mit 0,3% freier Weinsäure versetzten, Pepton und weinsaures Ammoniak enthaltenden Lösung) das gleiche Volumen wässriger Carvollösung setzt. Trotz Brüttemperatur und Zusatzes von Schimmelsporen tritt keine Verschimmelung ein. Verdünnt man nun diese durch ein Gift steril gemachte Nährlösung auf's Fünffache durch Zusatz von weiteren vier Volumina Schimmelnährlösung, so stellt sich binnen zwei Tagen Verschimmelung ein.

Carven verhält sich ähnlich, nur ist es ein geringeres Gift für Fäulnisspilze als Carvol. Schimmelbildung wird ebenso kräftig verhindert.

Muscatnuss, Macisöl.

Die Samen des Muscatnussbaumes sind bekanntlich von einem zerschlitzten fleischigen carminrothen Mantel (arillus) umgeben, der an der Sonne getrocknet die als Macis (Muscatblüten, Muscatblumen) bezeichnete Droge bildet; diese stellt hornartige, leicht zerbrechliche, matt fettglänzende, gelbrothe zerschlitzte Stücke dar. Im Samanmantel sowohl wie auch in dem Samen selbst findet sich ein ätherisches Oel¹⁾; in der Muscatnuss zu mehr als 6%, in der Muscatblüthe noch mehr; das Macisöl steht dem Muscatnussöl sehr nahe²⁾, beide bestehen vorwaltend aus einem Terpen und ein wenig eines dem Carvol isomeren sauerstoffhaltigen Körpers, des Myristicols. Jenes ätherische Oel ist der wirksame Bestandtheil der Muscatnüsse und Muscatblüthen, sowohl medicinisch wie bakteriologisch wirksam.

Das Muscatnussöl bzw. Macisöl erzeugt auf der Haut Brennen und in $\frac{1}{2}$ Stunde Röthung wie Terpentinöl. Es tödtet Kaninchen zu 24,0 schon in 12—24 Stunden ohne vorgängige Convulsionen. Auf Menschen wirken grössere Dosen Muscatnüsse narkotisch. Schon zwei Stücke können Summen im Kopfe, sieben Nüsse Uebelkeit, Magenschmerz, Cephalagie, Pupillenerweiterung, unsichere Sprache, Sinken der Temperatur und der Pulsfrequenz, keuchenden Athem und vier Tage anhaltende Schlafsucht hervorrufen (Husemann, Arzneimittellehre S. 325).

Ich stellte mir zur Prüfung der Pilzfeindlichkeit zwei Lösungen her, erstens eine Abkochung von 25 g zerstoßener Muscatnüsse mit 100 ccm Wasser; zweitens eine wässrige Auflösung des Macisöles, indem 1 g Macisöl zunächst in etwas absolutem Alkohol gelöst und diese Lösung dann in 500 ccm Wasser gegossen wurde. (Dabei schied sich etwas Oel in Form einer feinen Trübung aus, die Lösung war also nicht 0,2 procentig, wie beabsichtigt, sondern viel schwächer, etwa 0,005 procentig).

Ferner bereitete ich Nährlösungen, einerseits für Fäulnissbakterien, andererseits für Schimmel.

1) Ausserdem ein fettes Oel, die Muscatbutter.

2) Nach Koller (Viertelj. prakt. Pharm. Bd. 13 S. 507) sogar durchaus identisch.

Erstere, für Bakterien taugliche Nährlösungen hatten die Zusammensetzung: Pepton 0,5 %, weinsaures Ammoniak 0,25 %, Monokaliumphosphat 0,05 %, Magnesiumsulfat 0,02 %, Spur Calciumchlorid.

Die für Schimmelpilze bestimmte Nährlösung wurde ebenso hergestellt; nur wurde noch 0,25 % organische Säure (Weinsäure und Citronensäure) hinzugefügt.

Während jene Abkochung von 25 g Muscatnuss mit 100 ccm Wasser für sich allein (wie auch die unbefeuchteten Nüsse selbst) zehn Tage lang ohne jegliche Pilzbildung (nach 18 Tagen aber Schimmelrasen vorhanden) blieb, stellten sich ziemlich bald Fäulnispilze ein, als ich diesen Extract mit der fäulnissfähigen Nährlösung vermischte in dem Verhältniss, dass auf einen Theil Muscatnussabkochung zehn Theile Nährlösung trafen; bei dieser Zusammensetzung trat allerdings eine Verdünnung der Extractstoffe der Muscatnuss, somit auch eine Verdünnung der vorhandenen Pilzgifte auf's Zehnfache ein.

Auch die saure Nährlösung besiedelte sich beim Vermischen mit $\frac{1}{10}$ ihres Volumens Muscatnussdecoct bald mit Pilzen, und zwar mit Schimmelpilzen.

Die Macisöllösung (etwa 0,005 %) hingegen unterdrückte auf längere Zeit die Schimmelbildung, als sie zu gleichen Theilen mit saurer Nährlösung gemischt wurde. Erst nach 14 Tagen war ein sehr kleines Schimmelräschen in der Lösung zu finden.

Labiatenöle.

Die Pfefferminze; Pfefferminzöl. Die Pfefferminze (*Mentha piperita* Huds.) enthält in ihren Theilen ein ätherisches Oel von eigenthümlichem anfangs brennendem, später kühlendem Geschmack. Das aus den frischen Blättern gewonnene Oel ist farblos oder schwach grünlich, dünnflüssig, bräunt und verdickt sich beim Altwerden, hat einen gewürzhaft brennenden, hernach kühlenden Geschmack und löst sich in allen Verhältnissen in absolutem Alkohol. Es besteht vorwiegend aus einem Stearopten, dem Pfefferminzkampher oder Menthol ($C_{10}H_{14}COH$), das in dem englischen Pfefferminzöl oft 40—45 %, im amerikanischen Oele nur 20—25 % beträgt, ausserdem aus mehreren Terpenen und kleinen Mengen eines Oxydationsproductes des Menthols, des Menthons, $C_{10}H_{18}O$.

Nach einigen in der Literatur verzeichneten Angaben besitzt das Menthol kräftige antiseptische Wirkungen und hemmt die Entwicklung von Bakterien bei einer Verdünnung von 1:1000 ebenso stark wie Carbolsäure bei 1:500. In giftigen Dosen wirkt es bei Thieren lähmend auf die Nervencentren (Husemann Arzneimittellehre S. 502).

R. Koch hat bei seinen Versuchen über Milzbrandbacillen gefunden, dass Pfefferminzöl schon bei der Verdünnung 1:33 000 die Entwicklung derselben in Fleischpeptonlösung beträchtlich hemmt.

Meine eigenen Versuche ergaben Folgendes: Wird die alkoholische Lösung des Pfefferminzöles, 1 g Oel auf 2—3 ccm Alkohol absol., in 500 ccm Wasser unter Umrühren eingegossen, so bildet sich eine wolkige Trübung, es scheidet sich also ein Theil des Pfefferminzöles aus und sammelt sich später an der Oberfläche an. Die Lösung ist also nicht 0,2 proc., sondern wesentlich (in unbekanntem Grade) schwächer.

Diese Lösung gemischt mit dem gleichen Volumen neutraler fäulnissfähiger Peptonlösung¹⁾ vermochte die Fäulniss nur wenig aufzuhalten. Schon am dritten Tage (sonst am zweiten) war Bakterienvegetation und Fäulniss da.

Gemischt mit dem gleichen Volumen einer für Schimmelpilze gut passenden Nährlösung²⁾ hatte sie entschieden nachtheiligen Einfluss auf das Schimmelwachsthum. Denn trotz Zusatzes keimfähiger Sporen trat binnen acht Tagen (bei 28—30 °) keine Schimmelvegetation auf.

Pfefferminzblätter, zu 25 g mit 100 ccm heissem Wasser übergossen, überziehen sich beim Stehen an der Luft erst nach acht Tagen mit schwachem Schimmelanflug.

Menthol verhindert in gesättigter — übrigens sehr schwacher³⁾ — Auflösung zwar nicht die Fäulniss einer guten Nährlösung für Fäulnisspilze (binnen drei Tagen trat sie ein), wohl aber die Schimmelbildung in einer sauren peptonhaltigen Nährlösung, binnen acht Tagen bei 30 °.

Salbei. Die Blätter (und anderen Theile) dieses der Mittelmeerflora angehörigen Halbstrauches sind durch aromatischen Geruch und gewürzhaft adstringirend bitteren Geschmack ausgezeichnet.

1) 100 Theile Wasser, $\frac{1}{2}$ Theil Pepton, $\frac{1}{4}$ Theil weinsaures Ammoniak, $\frac{1}{10}$ Theil Monokaliumphosphat, $\frac{1}{20}$ Theil Magnesiumsulfat.

2) Ebenso, dazu noch $\frac{1}{4}$ Theil Citronensäure, $\frac{1}{4}$ Theil Weinsäure.

3) Beim Eingiessen einer alkoholischen Lösung von 1 g Menthol in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser scheidet sich der grösste Theil aus. 0,02 % löst sich.

Das darin enthaltene ätherische Oel, das Salbeiöl, besteht¹⁾ aus zwei Terpenen, ferner Salviol, $C_{10}H_{18}O$, und Salbei-Kampher. Bei längerer Aufbewahrung scheidet sich Stearopten ab.

Uebergiesst man Salbeiblätter mit heissem Wasser (ich nahm 100 ccm Wasser auf 25 g Blätter), und lässt man das Gemenge an der Luft stehen, so stellt sich bald Schimmel ein; nach acht Tagen haben sich ziemlich starke zahlreiche Schimmelpilzen allenthalben gebildet, ein Beweis, dass in den Salbeiblättern ein starkes Pilzgift nicht enthalten ist.

Versuche mit dem Salbeiöl oder mit dem Salviol etc. zu machen, wurde ich durch Verlust der betreffenden Stoffe verhindert.

Majoran. Durch Destillation des Krautes von *Origanum Majorana* gewinnt man das Majoranöl, welches noch Beilstein und Wiegand (Chem. Ges. Ber. 15./2855) aus einem bei 178° siedenden Terpen und einem bei $200-220^{\circ}$ siedenden Terpenhydrat, $C_{16}H_{24} \cdot H_2O$, besteht.

Mischt man der gesättigten wässrigen Auflösung von Majoranöl, die (nach einer annähernden Bestimmung) nur etwa 0,01 % enthält, a) für die Fäulnispilze passenden Nährstoffe; b) die Nährmischung für Schimmelpilze bei, so bemerkt man, dass schon nach zwei Tagen Aufenthalt im Brütöfen Fäulniss, nach drei Tagen Verschimmelung eintritt.

Majoranblätter, zu 25 g mit 100 ccm heissem Wasser übergossen und an der Luft stehen gelassen, zeigen nach fünf Tagen Schimmelbildung.

Das Lavendelöl, aus Lavendelblumen durch Destillation erhalten, besteht aus einem Terpen und Stearopten. Englisches Lavendelöl (besonders aus Surrey und Hitchin in Hertfordshire) gilt als von besonders vorzüglicher Güte und angenehmstem Geruche.

Nach Riedlin (Inaug.-Diss. München 1887) soll das Lavendelöl zu den antiseptisch wirksamsten unter den eigentlichen ätherischen Oelen gehören.

Ganz ähnliche Versuche, wie bei der Pfefferminze beschrieben, zeigten mir, dass Fäulniss durch das Lavendelöl in Sättigungsconcentration²⁾ nicht verhindert wird. Nach zwei Tagen schon stellten sich Fäulnisbakterien ein, die sich rasch vermehrten.

1) Nach Pattison, Muir u. S. Sugiura, Jahresber. d. Chem. 1877, 1878.

2) Nach einer späteren Bestimmung von mir löst sich das Lavendelöl wie die meisten ätherischen Oele nur sehr schwach in Wasser, ungefähr 1:18 000.

Schimmelbildung trat am dritten Tage auf, als ich eine pepton-haltige saure Nährlösung mit wässriger Lavendelöllösung zu gleichen Theilen vermischte und Schimmelsporen zusetzte.

Rosmarinöl, aus dem blühenden Kraut von *Rosmarinus officinalis*, ist ein an der Luft leicht verharzendes, kampherähnlich riechendes ätherisches Oel, ein Gemenge eines Terpens mit Borneol und gewöhnlichem Kampher¹⁾. Für Krätzmilben ist es stark giftig, wie auch für andere kleine Gliederthiere²⁾; seine therapeutische Wirkung soll zum Theil die des Terpentinöles, zum Theil die des Kamphers sein (Köhler-Schreiber).

Nach Riedlin (Inaug.-Diss. München 1887 soll das Rosmarinöl zu den antiseptisch wirksamsten unter den eigentlichen ätherischen Oelen gehören (mit Lavendel- und Eukalyptusöl).

Das Oel löst sich in Alkohol vollständig; beim Eingiessen dieser Lösung in Wasser scheidet sich aber wieder etwas Oel aus. So erhielt ich durch Auflösung von 1 g Rosmarinöl in 2 ccm Alkohol und Eingiessen in 500 ccm Wasser eine in unbestimmten Grade schwächere als 0,2 procentige Lösung.

Dieselbe verhinderte die Fäulniss einer neutralen peptonhaltigen Pilznährlösung nicht; binnen drei Tagen im Brütöfen war stinkende Fäulniss und mächtige Bakterienvegetation eingetreten. Schon nach zwei Tagen war die Pilzbildung sichtbar.

Schimmelbildung wurde ebenfalls nicht verhindert. Nach drei Tagen traten in der sauren peptonhaltigen Nährlösung trotz des Gehaltes an Rosmarinöl (soweit dieses eben löslich ist) Rasen von Schimmelpilzen auf, die rasch heranwuchsen (es war *Mucor*).

Bezüglich des gewöhnlichen Kamphers, der oben als Bestandtheil des Rosmarinöls aufgeführt ist, liegt eine Angabe von R. Koch vor, wonach Milzbrandbazillen in Fleischpeptonlösung durch Kampher von 1:2500 merklich gehemmt werden am Wachsthum, durch Kampfer von 1:1250 völlig verhindert.

Wässrige Kampherlösung von 0,1 % verhindert nach meinen Versuchen sowohl die Fäulniss als auch das Schimmeln von ausgezeichneten Nährsubstraten, letzteres nur einige Zeit. Es trat bei

1) Bruylants, Jahresbericht der Chemie 1879.

2) Nach Nothnagel-Rossbach, Arzneimittellehre S. 554, wirken alle flüchtigen ätherischen Oele giftig auf Krätzmilben u. s. w., da sie wegen ihrer Flüchtigkeit leicht in die Haut und die Milbengänge eindringen und ihre stark giftigen Wirkungen auf die Thiere ausüben können.

sechstägigem Aufenthalt im Brütöfen keine Spur von Pilzvegetation in beiderlei Versuchsfüssigkeiten auf, nach acht Tagen Schimmel in der sauren Nährlösung. Da das Borneol sich ähnlich verhält, ja sogar binnen acht Tagen keinen Schimmel aufkommen lässt, so scheint im Rosmarinöl (siehe oben) doch nur wenig Kampher enthalten zu sein.

Patchouliöl. Das aus den Blättern und Zweigen von Pogostemon Patchouli durch Destillation mit Wasser gewonnene durchdringend riechende Oel ist gelblichbraun, etwas dickflüssig. Es besteht aus einem bei 257° destillirenden Terpen $C_{15}H_{24}$ (Gladstone) und einem Kampher, der nach Montgolfier (Jahresber. d. Chem. 1877) die Zusammensetzung $C_{15}H_{24} \cdot H_2O$ hat und leicht in Wasser und ein Terpen, $C_{15}H_{24}$, das Patchoulin, zerfällt.

In Wasser ist das Patchouliöl nur wenig löslich, zu ungefähr 0,05 %.

Bei dieser Concentration vermag es die Fäulniss nicht zu verhindern, ja kaum zu verzögern; dergleichen die Schimmelbildung.

Einige weitere ätherische Oele.

Der Lorbeer enthält in seinen lederartigen gelbgrünen Blättern ein stark aromatisches und bitter schmeckendes ätherisches Oel (Lorbeeröl, zu 0,2 bis 0,8 %), das ein Gemenge von Pinen, Cineol und Laurinsäure ($C_{12}H_{24}O_2$) bildet. (In dem aus den Früchten ausgepressten Fett ist neben Spuren ätherischen Oels und flüssigen Fettes das Glycerid der Stearinsäure (Laurostearin) enthalten.)

Das durch Dampfdestillation aus den zerquetschten Beeren erhaltene Lorbeeröl beginnt schon bei 12° zu erstarren und wird bei niederen Temperaturen ganz fest.

Löst man 1 g dieses Oeles in etwas Alkohol und giesst die alkoholische Lösung in $\frac{1}{3}$ Liter Wasser, so bildet sich eine starke weisse Trübung von ausgeschiedenem feinvertheiltem Oel. Die erhaltene Lösung ist also viel schwächer als 0,2 %; nach einer ungefähren Bestimmung nur 0,001 %.

In dieser Lösung geht Fäulniss und Schimmelbildung ungehindert vor sich, wenn man die für die betreffenden Pilze passenden Nährmischungen zusetzt.

Eucalyptusöl ist das ätherische Oel der Blätter von Eucalyptus Globulus L. und andern australischen Arten der Myrtaceen-

Gattung Eucalyptus; es besteht vorwaltend aus Eukalyptol (Cineol), $C_{10}H_{18}O$; neben welchem ein Kohlenwasserstoff $C_{10}H_{16}$ (Phellandren oder Eukalypten) vorhanden ist.

Nach Binz-Siegen wirkt das Eukalyptol fast stärker gährungs- und fäulnisshemmend als Chinin, und ist nach Buchholtz ein mehr wie dreimal so starkes Bakteriengift als die Carbolsäure. Auf Thiere und Menschen wirkt es genau so wie Terpentinöl, von dem es sich aber durch den feineren Geruch unterscheidet. (Nothnagel-Rossbach, Arzneimittellehre.)

Das Citronenöl, aus den Fruchtschalen von *Citrus medica* und *Citrus Limomum* stammend, besteht frisch fast ganz aus zwei Terpenen (Citren und Citrilen) und ist in seiner physiologischen Wirkung dem Terpentinöl ähnlich. Wie andere Aurantieenöle soll das Citronenöl sehr dem Verderben ausgesetzt sein, so dass es meist schon nach wenigen Wochen unangenehm terpentinölnähnlich riecht, „ranzig wird“, wie der Kunstaussdruck lautet; nur das Bergamottöl verträgt ein zweijähriges Lagern gut. (Muspratt, Chemie I. S. 83.)

Versucht man wässrige Auflösungen des Citronenöls herzustellen, so stösst man auf dieselbe Schwierigkeit wie bei den übrigen ätherischen Oelen; es löst sich leicht in Alkohol, beim Eingiessen der alkoholischen Lösung von 1 g Citronenöl in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser scheidet sich aber ein beträchtlicher Theil wieder aus. Die erhaltene Lösung ist in unbestimmtem, aber starkem Grade schwächer als 0,2 % (wahrscheinlich nicht stärker als 0,004 %).

Mischt man einer solchen gesättigten wässrigen Lösung von Citronenöl Pepton und die andern zur Fäulniss nöthigen Ingredienzen bei, so tritt beim Stehen im Brütoven bald Fäulniss ein.

Schimmelbildung wird länger hintangehalten. Bei einem Versuche hierüber zeigte sich erst nach sechs Tagen ein kleines Schimmelfläschen, während der Controlversuch (ohne ätherisches Oel) schon nach zwei Tagen reichliche Schimmelvegetation aufwies.

Wir finden also auch hier wie bei manchen andern aus Terpenen bestehenden ätherischen Oelen eine nicht unbeträchtliche Giftigkeit speciell gegen Schimmelpilze vor; Bakterien scheinen weniger in ihrem Wachsthum gehindert zu werden.

Aus den Schalen der Frucht von *Citrus Bergamia* L. stammt das Bergamottöl, welches auch vorwaltend aus einem Terpen besteht.

Die Löslichkeit des Oeles in Wasser ist ebenfalls sehr gering (etwa 0,01 %); trotzdem ist die gesättigte wässrige Auflösung den

Schimmelpilzen im Wachsthum sehr hinderlich. Sechs Tage lang blieb die mit Pepton, weinsaurem Ammoniak, anderen Nährstoffen und freier organischer Säure versetzte Bergamottöl-Lösung im Brütöfen schimmelfrei (trotz Beimischung von Schimmelsporen), während der Controlversuch schon nach zwei Tagen Schimmel zeigte.

Versuche über Pfeffer, Ingwer.

Der schwarze Pfeffer (die getrocknete, sehr scharfe unreife Beere von *Piper nigrum*) enthält a) ein dem Terpentingöl isomeres ätherisches, den Geruch des Pfeffers bedingendes Oel, b) ein Harz, dessen verschiedene Bestandtheile jedenfalls keine örtliche Haut oder Schleimhautwirkung haben, c) ein dem Morphin isomeres Alkaloid, das Piperin $C_{17}H_{19}NO_8$, das rein wegen Unlöslichkeit in Wasser fast geschmacklos, im Handel aber durch Verunreinigungen häufig den scharfen Pfeffergeschmack hat; d) Chavicin (ein Piperidin, in welchem ein Wasserstoff durch den Rest der Chavicinsäure vertreten ist). Ob die scharfen Pfefferwirkungen dem reinen Piperin oder andern Bestandtheilen zukommen, steht noch dahin.

Jedenfalls kommen dem Pfeffer, in Substanz genommen, starke Wirkungen auf die Verdauung zu, wahrscheinlich in Folge einer durch die Reizung der Magenschleimhaut bedingten stärkeren Absonderung des Magensaftes; vielleicht auch wegen der hemmenden Wirkung des Pfeffers auf Fäulnisprocesse (Nothnagel-Rossbach, Arzneimittellehre).

Ich stellte nur Versuche mit der Drogue selbst an. 25 g Pfeffer wurden mit 100 ccm heissem Wasser übergossen und längere Zeit an der Luft stehen gelassen. Nach 6 Tagen stellten sich Schimmelfrüchte auf Extract und Früchten ein, die bald grösser wurden. Die Pilzfestigkeit ist also keine sehr grosse.

Die im Pfeffer enthaltenen Stoffe wurden nicht einzeln in Betracht gezogen. Es soll nur erwähnt werden, dass das Piperidin, die im Piperin enthaltene Base (an Piperinsäure, $C_6H_5 \cdot \begin{smallmatrix} O \\ \diagup \quad \diagdown \\ CH_2 \end{smallmatrix} \cdot CH \cdot CH \cdot CH \cdot CH \cdot CO_2H$, gebunden), nach O. Loew (Pflüger's Arch. Bd. 35 S. 527) in 0,2 procentiger Lösung niedere Pilze tödtet und giftiger ist als Pyridin¹⁾.

1) Piperidin, $CH_2 \cdot \begin{smallmatrix} CH_2 \cdot CH_2 \\ \diagdown \quad \diagup \\ CH_2 \end{smallmatrix} \cdot NH_2$, ist von Königs aus Pyridin durch Wasserstoffzufuhr erhalten worden.

Ferner ist das aus Piperinsäure durch Oxydation herstellbare Piperonal (Heliotropin) $\text{C}_6\text{H}_8 \begin{matrix} \text{CHO} & 1 \\ \diagdown & \diagup \\ \text{O} & \\ \diagup & \diagdown \\ \text{O} & \end{matrix} \text{CH}_2 \begin{matrix} 3 \\ 4 \end{matrix}$, der Methylenäther des

Protokatechualdehydes, wie einige Versuche von mir ergaben, ein ziemlich kräftiges Gift für Fäulnisspilze und Schimmelpilze. Bei 0,1 % Gehalt an Piperonal unterbleibt sowohl Fäulniss als Schimmelbildung in den entsprechenden Nährlösungen.

Ingwer. Die Nebenwurzelstöcke von Zingiber officinale Rose (Amomum Zingiber L.) enthalten in zahlreichen braunen Oelbehältern theils ätherisches Oel, theils einen dem Cardol nicht unähnlichen, strohgelben Stoff, das Gingerol, dem der Ingwer seine nicht unbedeutende Schärfe verdankt.

Gegen Pilze gewähren die im Ingwer enthaltenen Stoffe keinen sehr kräftigen Schutz. Denn die Abkochung von 25 g Ingwer in 100 ccm Wasser setzt beim Stehen an der Luft binnen 8 Tagen eine reichliche Bakterienvegetation an.

Paprika oder spanischer Pfeffer, eine durch grosse Schärfe ausgezeichnete Droge, in welcher das scharf schmeckende, in Weingeist leicht, in Wasser wenig lösliche Capsicol enthalten ist, scheint auch nicht sehr pilzfest zu sein. Denn nach dem Abkochen von 25 g spanischem Pfeffer in 100 ccm Wasser stellten sich bei einem Versuch von mir binnen wenigen Tagen Schimmelrasen auf dem Extract, wie auch den Früchten selbst ein, die bald eine bedeutende Grösse erreichten.

Wacholderöl. Terpentinöl.

Die Wacholderbeeren enthalten ein am reichlichsten in nördlichen Beeren vorkommendes ätherisches Oel (zu $\frac{3}{4}$ — $3\frac{1}{4}$ %), welches, isolirt, farblos oder blassgelb und von starkem aromatischem Geruche und Geschmacke ist; in Weingeist wenig auflöslich. Es enthält vorwaltend Terpene, namentlich Pinen, ausserdem ein sauerstoffhaltiges Stearopten (Wacholderbeerkampher) und einen über 180° siedenden Essigester, der dem Oele den eigenthümlichen Geruch verleiht.

Werden 25 g Wacholderbeeren mit 100 ccm heissem Wasser übergossen und an der Luft stehen gelassen, so zeigt sich erst nach 8 Tagen Verschimmelung.

Da die physiologische Wirkung des Wacholderöls mit der des Terpentins als identisch erachtet wird (Nothnagel-Rossbach, Arzneimittellehre S. 568), so genügt es, die Einwirkung des letzteren auf Pilze zu untersuchen¹⁾.

Nach R. Koch erfahren Milzbrandbacillen in Fleischpeptonlösung eine merkliche Behinderung ihres Wachstums durch Terpentinöl von 1:75 000.

Riedlin (Versuche über antiseptische Wirkung des Jodoforms, der ätherischen Oele und einiger anderer Substanzen, Inaug.-Diss. München 1887) hat gefunden, dass Terpentinöl in 1procentiger Emulsion²⁾ kräftig hindernd auf die Vegetation eines Typhus ähnlichen Bacillus, ferner von *Micrococcus prodigiosus* und des *Cholera* bacillus einwirkt. Lavendel-, Eucalyptus- und Rosmarinöl sollen von den eigentlichen ätherischen Oelen am wirksamsten sein. Unter den sonstigen ätherischen Oelen — im weiteren Sinne des Wortes — besitzt nach ihm das Nelkenöl die stärkste antiseptische Kraft. Perubalsam ist nach demselben ein ziemlich energisches Antisepticum gegenüber dem *Cholera* bacillus.

Meine eigenen Erfahrungen mit Terpentinöl gegen Fäulnisbakterien zeigten, dass dieselben durch Terpentin, bei der in wässriger Auflösung stattfindenden sehr geringen Concentration, nicht stark in ihrer Entwicklung gehemmt werden.

Als eine gesättigte wässrige 0,002procentige Auflösung von reinem Terpentinöl mit den zur Fäulnis nöthigen Stoffen (Pepton, Kaliumphosphat u. s. w.) versehen wurde, trat bei 3tägigem Stehen im Brütöfen stinkende Fäulnis ein.

Schimmelbildung aber unterblieb in einer ähnlichen Lösung, der (zur Verhütung von Bakterienvegetation) noch 0,3 % freie Weinsäure + Citronensäure zugesetzt wurde. Beim Verdünnen dieser Lösung auf das Fünffache (mit Nährlösung) kam der Schimmel allerdings schon binnen 2 Tagen. Es zeigt sich hier bei diesem typischen Terpen, dass dasselbe wie die anderen Terpene, für Schimmel viel giftiger ist als für Bakterien, gegen ersteren bietet es einen kräftigen

1) Zur Herstellung von antiseptischen Verbänden, namentlich für Katgut empfiehlt Kocher (Deutsche medic. Zeitung 1881) die Verwendung von Wachholderöl.

2) Selbstverständlich wirkt hierbei nur das gelöste Terpentin, das bloss etwa 0,002 % beträgt.

Schutz dar. Eine merkwürdige Thatsache, in biologischer und sonstiger Beziehung!

In biologischer Hinsicht ist der Gehalt an ätherischen Oelen als eine höchst zweckmässige Einrichtung zu erklären. Denn gegen Bakterien sind viele Pflanzen geschützt durch die stark saure Reaction ihrer Säfte. Der Schimmel aber, welcher hierdurch nicht abgehalten wird, erfährt eine wirksame Abweisung durch die in gewissen Pflanzen reichlich vorkommenden ätherischen Oele. Factisch kann man manche Pflanzentheile, wie Zimmtrinde, Gewürznelken Monate lang unter den für das Pilzwachsthum günstigsten Verhältnissen liegen lassen, ohne dass sie verschimmeln.

Wie kommt es nun, dass die ätherischen Oele gerade gegen Schimmel besonders wirksam sind?

Vielleicht hängt das mit der Eigenschaft, den Sauerstoff zu absorbiren, zusammen. Terpentinöl hat bekanntlich diese Eigenschaft in starkem Maasse. Da nun Schimmelpilze sehr sauerstoffbedürftig sind, so werden sie durch Terpene geschädigt.

Alle Terpene gehen beim Schütteln mit etwas Schwefelsäure in Kamphen oder Tereben über; dieses ist aber als Benzoladditionsproduct des Cymols, als Cymoldihydrür, $C_{10}H_{14}$, H_2 , aufzufassen. Cymol nun hat nichts von der giftigen Beschaffenheit der Terpene an sich! Es sind also wahrscheinlich diese „addirten“ Wasserstoffatome Schuld an dem eigenthümlichen Verhalten der Terpene.

Senf. Senföl und verwandte Stoffe.

Im Samen des schwarzen Senfes (*Brassica nigra*) ist bekanntlich myronsaures Kali (Sinigrin) enthalten, welches durch das Ferment Myrosin bei Gegenwart von Wasser in Traubenzucker + $KHSO_4$ + Senföl ($CS:N[C_8H_5]$) zerfällt. Beim Zerreiben und Wassern der Senfsamen geht diese Einwirkung des (vom Sinigrin ursprünglich getrennten) Myrosins vor sich.

Das gewöhnliche Senföl oder Allylsenföl, auch Schwefelcyanallyl genannt, retardirt (nach Husemann, Arzneimittellehre S. 256) die alkoholische, faulige, ammoniakalische Harn- und Milchgährung; schon in sehr kleinen Mengen „behindert“ es die Entwicklung von Milzbrandbacillen merklich; nach R. Koch genügt dazu Senföl 1:330 000 (in Fleischpeptonlösung), gänzlich aufgehoben wird das Wachsthum erst bei 1:33 000. „Es ist das giftigste aller sogenannten ätherischen Oele“ (auch bei Thieren).

Auch bei meinen Versuchen mit gewöhnlichen Schimmelpilzen und Fäulnisspilzen erwies sich das gewöhnliche oder Allylsenföl, sowie auch einige andere Senföle, als starkes Pilzgift. Ich verwandte zu den Versuchen ausser gewöhnlichem Senföl auch noch Phenylsenföl, Aethylsenföl, Methylsenföl:

$\text{CS:N}\cdot\text{C}_6\text{H}_5$	$\text{CS:N}\cdot\text{CH}_3$	$\text{CS:N}\cdot\text{C}_6\text{H}_5$	$\text{CS:N}\cdot\text{C}_2\text{H}_5$
Gewöhnliches oder	Methylsenföl,	Phenylsenföl,	Aethylsenföl.
Allylsenföl,			

Allylsenföl ist nicht so gering in Wasser löslich wie viele andere ätherische Oele. Beim Eingiessen der alkoholischen Lösung von 1 g Allylsenföl in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser scheidet sich nur ein ganz kleiner Theil wieder aus; bei Methylsenföl gar nichts. Phenylsenföl gibt eine starke, weisse Trübung, Aethylsenföl scheidet sich theilweise wieder aus.

Die gesättigten, wässerigen Lösungen von sämmtlichen 4 Stoffen erwiesen sich als sehr pilzfeindlich.

Beim Vermischen der Senföllösungen mit dem gleichen Volumen einer fäulnissfähigen (neutralen, peptonhaltigen) Nährlösung zeigte sich, dass das Allylsenföl bei dieser Verdünnung (0,1 %) Fäulniss verhindert; dessgleichen Methylsenföl. Aethylsenföl verhindert bei Sättigungsconcentration (unbekannt aber jedenfalls weniger als 0,1 %) ebenfalls die Fäulniss; dessgleichen Phenylsenföl. Bei fünffach grösserer Verdünnung halten alle Senföle die Fäulniss nicht auf.

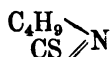
Mit einer für Schimmelpilze tauglichen (ebenfalls peptonhaltigen aber sauren) Nährlösung vermischt, hindern Allyl- und Methylsenföl bei 0,1 %, Aethyl- und Phenylsenföl bei Sättigungsconcentration die Schimmelbildung; bei fünffach stärkerer Verdünnung sind sie alle kein Hinderniss mehr für Schimmelwachsthum.

Milzbrandbacillen scheinen empfindlicher zu sein gegen Allylsenföl als Fäulnissbakterien; denn nach R. Koch behindert das gewöhnliche Senföl schon bei 1:330 000 die Entwicklung der Milzbrandbacillen in Fleischpeptonlösung.

Da die sämmtlichen geprüften Senföle ziemlich gleich stark giftig sind, so ist der Grund für die Giftigkeit derselben wohl in der allen zu Grunde liegenden Isothiocyansäure, CS:NH zu suchen. Diese hat also giftigen Charakter; die damit verbundenen Atomgruppen C_6H_5 , C_2H_5 , CH_3 , C_6H_5 scheinen wenig Einfluss auszuüben.

Löffelkrautöl.

Im Löffelkraut (*Cochlearia* off.) ist ein flüchtiges Oel enthalten, welches zu dem Senföle in naher Beziehung steht und als Butylsenföl bezeichnet werden kann; es ist aber bei weitem nicht so scharf in Geruch und Geschmack wie das echte Senföl.



Butylsenföl oder Löffelkrautöl, Allylsenföl oder gewöhnl. Senföl.

Das Löffelkrautöl ist nur sehr wenig in Wasser auflöslich; beim Eintropfen der alkoholischen Lösung von 1 g des Oeles in 50 000 Wasser zeigte sich bald eine Ausscheidung; das Wasser hatte nur etwa 0,005 % Löffelkrautöl aufgelöst, das übrige Oel schied sich in feinen Tröpfchen ab.

Trotz dieser sehr grossen Verdünnung erwies sich das Oel als giftig für Schimmelpilze. In einer für Schimmelpilze hergerichteten Nährlösung, die sonst nach erfolgter Sporenaussaat binnen 2 Tagen Schimmelrasen hervorbrachte, wuchs 8 Tage lang kein Schimmel (bei 30 °), als 0,005 % Löffelkrautöl hinzugefügt wurde.

Fäulniss aber vermochte 0,005 % Löffelkrautöl nicht zu verhindern, als Pepton und alles sonst für Fäulnisspilze Nöthige in Wasser aufgelöst und mit jenem flüchtigen Oel, sowie mit Fäulnisspilzen versetzt wurde.

In Bezug auf Schimmelwidrigkeit ist also das Butylsenföl dem Allylsenföl noch etwas überlegen; denn letzteres verhindert schon bei 0,02 % die Schimmelbildung nicht mehr.

Knoblauchöl.

Das Diallylsulfid, $\text{S}(\text{C}_3\text{H}_5)_2$, ist der Hauptbestandtheil des durch Destillation von Knoblauch mit Wasser erhaltenen ätherischen Oeles.

Dass dasselbe kein sehr scharfes Gift für Bakterien sei, geht schon aus der Thatsache hervor, dass 25 g zerschnittenen Knoblauchs mit 100 ccm heissem Wasser übergossen, beim Stehen an der Luft binnen 8 Tagen eine mächtige Bakterienvegetation aufkommen lassen.

(Siehe die Tabellen S. 588—593.)

Rückblick.

Um vergleichbare Resultate zu erhalten, wurden vorausgeschilderte Pilzculturversuche insgesamt mit der gleichen Nährlösung angestellt:

Für Fäulnisbakterien: 0,5 % Pepton, 0,25 % weinsaures Ammon, 0,05 % Monokaliumphosphat, 0,02 % Magnesiumsulfat.

Für Schimmelpilze: ebenso, dazu noch Weinsäure + Citronensäure (je 0,25 %).

Es wurde festzustellen versucht, bei welchen Concentrationen der ätherischen Oele die Entwicklung der Pilze gehindert oder gehemmt werde (von da bis zur völligen Vernichtung ist nach R. Koch noch ein weiter Schritt). In der Praxis kommt es oft nur darauf an, die Entwicklung von Fäulnis- bzw. Schimmelpilzen zu hindern oder doch stark zu hemmen.

Zur Prüfung der antiseptischen Wirkung der ätherischen Oele wurden letztere womöglich in bestimmtem Procentsatz zur Nährlösung zugesetzt; leider sind viele ätherische Oele nur sehr wenig in Wasser auflöslich und es musste der Grad der Löslichkeit erst vom Verfasser untersucht werden. Um die Lösung rascher herbeizuführen, wurde der Stoff (1 g) meist zuerst in einigen Cubikcentimetern Alkohol aufgelöst, diese Lösung dann in $\frac{1}{2}$ Liter Wasser langsam unter Umrühren eingegossen oder eingetropft.

Der Begriff „ätherische Oele“ wurde in dem physiologisch-biologischen Sinne der wohlriechenden und scharfschmeckenden, im Wasser schwer löslichen Secretstoffe aufgefasst, welche in vielen Pflanzen als Kampfmittel gegen Pilze und Thiere, oder auch als Lockmittel für letztere im Laufe des Stoffwechsels entstehen und keine Verwendung im Stoffwechselgetriebe mehr finden. Demnach gehören dazu nicht bloss Terpene, sondern auch viele Stoffe ganz anderer Constitution.

Die Terpene sind häufig starke Gifte für Schimmelpilze, schwache für Fäulnispilze, was sich biologisch aus dem Vorkommen besonderer Gifte für letztere im Pflanzenreiche erklärt. Die Bakterien werden schon durch die saure Reaction und den Gerbstoffgehalt von den Pflanzensäften abgehalten, für Schimmel reichen diese Gifte nicht aus; die Terpene aber bieten kräftigen Schutz gegen diese Art von Pilzen dar.

Chemisch lässt sich die besondere Giftigkeit der Terpene für Schimmel vielleicht so erklären, dass man das grosse Sauerstoffbedürfniss der Schimmelpilze in Betracht zieht, welchem die Sauerstoffabsorption durch Terpene feindlich entgegen steht.

Tabellarische Übersicht.

Name der Substanz, Herkunft	Wirkung auf Fäulnisbakterien und gewöhnliche Schimmelpilze oder andere	Quellenangabe
Nelkenöl (aus Gewürznelken)	ie gesättigte wässrige Auflösung (etwa 0,01%) ver- hindert Schimmelbildung. Beim Verdünnen auf's 5fache tritt Schimmel auf. Fäulnis wird verlang- samt durch 0,01%	% ver- langsamt
Eugenol, Hauptbestandth. des Nelkenöls	5 g Nelken mit 100 ccm heissen Wassers übergossen bleiben beim Stehen an der Luft viele Wochen lang unverpilzt	
Gewürznelken	ie gesättigte (nur ungefähr 0,01%ige) wässrige Auf- lösung verhindert Schimmelbildung. Die Fäulnis wird stark verlangsamt	
Zimmentöl (aus Zimmetrinde)	urch (wässrige Auflösung wird t, sogar durch eine noch 5fach schwächere. Fäulnis durch erstere verbindert, durch letztere verzögert	Verf., diese Abhandlung
Zimmetrinde	inde (befeuchtet) wie Decoct (25 g Rinde auf 100 ccm Wasser) bleiben Wochen lang pilzfrei	
Vanillin (aus Vanillaschote)	chimmelbildung wird durch 0,1% Vanillin ver- hindert, durch 0,02% nicht mehr. Fäulnis tritt bei 0,1% erst am sechsten Tage (statt am zweiten) ein	
Vanilleschoten	anilleschoten zu 25 g mit 100 ccm heissem Wasser übergossen, bleiben beim Stehen an der Luft viele Wochen lang pilzfrei	
Saligenin (aus dem Glykosi- Salicin herstellbar)	1%ige Lösung lässt binnen kurzer Zeit Schimmel und Fäulnispilze aufkommen	

		Verf., diese Abhandlung
Salicylaldehyd (Orthooxybenzaldehyd) durch Oxidation aus Saligenin	$C_6H_4(OH) \cdot CHO$	0,1%ige Lösung verhindert Fäulnis und Schimmelbildung. 0,02%ige lässt keinen Schimmel aufkommen; Fäulnispilze stellen sich allmählig ein
Salol (Phenyläther der Salicylsäure)	$C_6H_4 < \begin{matrix} OH \\ CO_2 \end{matrix} \cdot C_6H_5$	In der Sättigungs-Concentration (etwa 0,005%) wird Fäulnis nicht verhindert; Schimmelbildung wird stark verzögert
Heliotropin, Piperonal (aus Piperinsäure des Pfeffers herstellbar)	$C_8H_8 < \begin{matrix} COH & 1 \\ & O \end{matrix} > \begin{matrix} CH_3 & 8 \\ & 4 \end{matrix}$	0,1% verzögert Fäulnis und hindert Schimmelbildung. Letztere tritt auch bei 0,02% nicht ein
Cumarin (im Ruchgras, Waldmeister, in Tonkabohnen)	$C_8H_4 < \begin{matrix} O \\ CH \end{matrix} : CH > CO$	0,1% verhindert Fäulnis und Schimmelbildung; 0,02% nicht mehr
Wintergründ (Salicylsäuremethylester)	$C_8H_4 < \begin{matrix} OH \\ CO_2 \end{matrix} \cdot CH_3$	Bei der Sättigungs-Concentration (etwa 0,1%) kein Hinderniss für Schimmel- und Fäulnispilze
Bittermandelöl (Benzaldehyd)	$C_6H_5 \cdot CHO$	0,1% verhindert Schimmelbildung und Fäulnis; 0,02% beide nicht mehr
Oenanthäther (Weinöl, Cognacöl, Drusenöl)	Ester der Caprinsäure $(CH_3(CH_2)_{10} \cdot CO_2H)$ und Caprylsäure $(CH_3(CH_2)_6 \cdot CO_2H)$ mit Isoamylalkohol und Aethylalkohol	Bei der Sättigungs-Concentration (ungefähr als 0,01%) wird kein Hinderniss für Schimmel (Schimmelbildung wird nur schwach verzögert)
Cuminol	$C_8H_4 < \begin{matrix} C_8H_7 \\ CHO \end{matrix}$	Bei der Sättigungs-Concentration (etwa 0,01%) wird Fäulnis und Schimmelbildung verhindert, in noch 5fach grösserer Verdünnung nicht mehr
Cymol	$C_8H_4 < \begin{matrix} CH_3 & 1 \\ & C_8H_7 \end{matrix} > \begin{matrix} CH_3 & 4 \\ & C_8H_7 \end{matrix}$	Bei der Sättigungs-Concentration (etwa 0,008%) kein Hinderniss für Schimmel- und Fäulnispilze
Thymol	$C_8H_8 < \begin{matrix} CH_3 \\ OH \end{matrix} > \begin{matrix} CH_3 \\ C_8H_7 \end{matrix}$	1. Thymol behindert Bakterien bei 1:2000, vernichtet sie bei 1:200 2. Thymol behindert Milzbrandbacillen bei 1:1340, vernichtet sie bei 1:109 3. Nach R. Koch behindert Thymol die Entwicklung der Milzbrandbacillen schon bei 1:80000 etwas (in Fleischpeptonlösung)
		L. Buchholtz Jalau de la Croix R. Koch, Mith. d. R.-G.-A.

Name H	irkung auf Fäulnisbakterien und ge Schimmelpilze oder andere
Thymol	hymol verhindert ,1%) Fäulniss und r noch beim Verdä if'a 5fache, also be 01%
Thymiankr	Kraut, zu 25 g mit 100 ccm heissem W ssen und an der Luft stehen gelase erst nicht; erst nach drei Wochen etwa Kesserveilhanne von Thymianöl (von
Anethol	,0%ige (d. i. gesättigte) Lösung verhin gelang die Schimmelbildung. 0,001%ig hel mit Wasser übergossen (100 ccm auf 25 g nchall) bedeckt sich nach acht Tagen mit Schimmel. rt bei Sättigungsconcentration die rheblich, Fäulniss nur wenig
Anis, Carvol	,0%ige Lösung verbindet Fäulniss und Schimmel- dung; 0,01% beides nicht mehr L. Buchholtz behindert Carvol die Bakterien 1:2000, vernichtet sie bei 1:200 behindert die Fäulniss nicht, wohl aber die himmelbildung L. Buchholtz, (nach Noth- nagel und Rosabach Arzneimittellehre S.456)
Carvacrol	Sättigungsconcentration (etwa 0,005%) wird die ulniss verzögert (5 Tage), Schimmelbildung vor- idert; bei 5fach stärkerer Verdünnung tritt Schim- bildung ein Verf., diese Abhandlung
Carven (im Carvol)	

Dill (Frucht von <i>Anethum Graveolens</i>)	Enthält Carvol und Limonen	25 g Dill mit 100 ccm heissem Wasser übergossen, zeigt beim Stehen an der Luft binnen sechs Tagen Schimmel	Verf., diese Abhandlung
Macisöl (im Arillus von <i>Myristica moschata</i>)	Besteht aus einem Terpen $C_{10}H_{18}$ und wenig Myristicol (letzteres dem Carvol verwandt)	Bei Sättigungskonzentration (etwa 0,005 %) wird Schimmelbildung stark, Fäulniss nur wenig verzögert	
Muscatnuss (<i>Myristica moschata</i>)	Mit mehr als 6 % ätherischem Oel (demselben wie in Macis)	Decoct (25 g Muscatnuss mit 100 ccm Wasser) zeigt erst nach 18 Tagen etwas Schimmel	Riedlin, Inaug.-Dissert. München 1887.
Lavendelöl	Aus einem Terpen und einem Stearopten bestehend	Nach Riedlin das antiseptisch wirksamste unter den ätherischen Oelen Bei Sättigungskonzentration (1:18000) wird Schimmelbildung kaum verzögert	
Salbeiblätter	Enthalten Salbeiol, welches aus zwei Terpenen, ferner Salviol ($C_{10}H_{18}O$) und Salbeikampher besteht	Decoct (25 g Blätter auf 100 ccm Wasser) zeigt nach acht Tagen mächtigen Schimmelrasen	Verf., diese Abhandlung
Majoran	Mit ätherischem Oel, aus einem Terpen und Terpenhydrat; $C_{15}H_{24}N_2O$, bestehend	Dito (schon nach fünf Tagen)	
Minzenblätter, Pfefferminzöl	Pfefferminzöl enthält bis 45 % Menthol, ausserdem Terpene und Menthon ($C_{10}H_{18}O$)	Bei gleicher Versuchsanstellung wie vorhin, zeigen die Blätter nach acht Tagen schwachen Schimmelanflug Pfefferminzöl behindert bei 1:33000 die Entwicklung von Milzbrandbacillen in trächtlich	R. Koch, Mittb. d.-R.-G. A.
Menthol (in Minzenblättern)	$C_{10}H_{17} \cdot CH < \begin{matrix} CH_3 \\ \end{matrix} - \begin{matrix} CH_2 \\ \end{matrix} > CH \cdot CH_3$	Bei Sättigungskonzentration (etwa 0,02 %) wird Schimmelbildung acht Tage lang verhindert, Fäulniss tritt schon nach zwei Tagen ein. Bei 5fach grösserer Verdünnung kommt auch Schimmel	
Patchouliöl (von Pogostemon Patschouli)	Besteht aus einem Terpen $C_{15}H_{24}$ und Kampfer $C_{15}H_{24} \cdot H_2O$	Die gesättigte wässrige Lösung (etwa 0,005 %) lässt Fäulniss und Schimmel aufkommen	Verf., diese Abhandlung

Name der Substanz, Herkunft	ung auf Faulnisbakterien und gewöhnliche Schimmelpilze oder andere	Quellenangabe
Lorbeerblätter, Lorbeerö	ättigte wässrige Lösung (sie ist sehr gering- nig, etwa 0,001 %ig), verhindert Schimmel und niss nicht	Verf., diese Abhandlung
Citronenöl (von Citrus m dica und Limonum)	a wird nicht verhindert, Schimmelbildung nur verzögert bei Sättigungsconcentration (etwa %)	
Bergamottöl (von Citrus Be gama)	elbildung wird sechs Tage lang verhindert ättigungsconcentration (etwa 0,01 %)	
Pfeffer (schwarzer)	effer mit 100 ccm beissem Wasser übergossen beim Stehen an der Luft nach sechs Tagen umel. Starke Schimmelpilze sind also nicht lten	
Ingwer	brei Tagen reichlich Schimmel auf der Ab- ung und der Droge selbst; Schimmelpilze also vorhanden	R. Koch, Mitth. d.-R.-G. A. Biedlin, Inaug.-Dissert. München 1887
Paprika	iem ähnlichen Versuch wie oben (s. Pfeffer) drei Tagen kräftige Schimmelrasen. Ein melgift nicht vorhanden	
Wachholderbeeren, Wac holderöl	eren mit beissem Wasser (100 ccm auf 25 g) ossen, verschimmeln binnen acht Tagen an der	
Terpentinöl	O behindert Wachstum der Milzbrandbacillen eischpeptonlösung merklich Amulsaon behindert Typhusbacillen	
Rosmarinöl	O verhindert Schimmelbildung (1:250 000 nicht h, 1:50 000 verhindert Fäulnis nicht rt bei Sättigungsconcentration die Fäulnis icht, Schimmelbildung nur wenig	Verf., diese Abhandlung

Japan- (d. i. gewöhnlicher) Kampher	$\text{CH}_3 \cdot \text{C} \begin{matrix} \nearrow \text{CH} - \text{CH}_3 \\ \searrow \text{CH} - \text{CH}_3 \end{matrix} \text{OH} \cdot \text{C}_6\text{H}_4$	0,1 % verhindert Fäulnisse, Schimmelbildung wird dadurch nur verzögert (nach acht Tagen mächtige Schimmelrasen); 0,02 % behindert Fäulnisse nicht mehr	Verf., diese Abhandlung
Borneokampher od. Borneol	$\text{C}_4\text{H}_7 \cdot \text{CH} \begin{matrix} \nearrow \text{CH}_2 \text{CHOH} \\ \searrow \text{CH}_2 \text{CH} \end{matrix} \text{C} \cdot \text{CH}_3$	Bei Sättigungsconcentration (etwa 0,05 %) wird Fäulniss und Schimmelbildung verhindert; durch fünfmal grössere Verdünnung beide nicht mehr	
Eucalyptusöl	Hauptsächlich aus Eukalyptol (identisch mit Cineol) $\text{C}_{10}\text{H}_{18}\text{O}$ bestehend	Eukalyptol soll nach Riedlin sehr antiseptisch wirken Nach J. de la Croix behindert das Eukalyptol die Milzbrandbakterien bei 1:14, vernichtet sie aber nicht bei 1:2,08 Nach Binz wirkt Eukalyptol stärker gährungs- und fäulnishemmend als Chinin; nach Buchholz ein dreimal so starkes Bakteriengift wie Carbonsäure	Riedlin, Inaug.-Dissert. München 1887 J. de la Croix, nach Nothnagel und Rossbach, Arzneimittellehre S. 458
Gewöhnliches oder Allyl-Senföl (im schwarzen Senf)	$\text{CS} : \text{N} \cdot \text{C}_3\text{H}_5$	Behindert schon bei 1:390000 die Entwicklung der Milzbrandbacillen in Fleischpeptonlösung 0,01 % verhindert Fäulnisse und Schimmelbildung; 0,02 % beides nicht mehr	R. Koch, Mith. d. R.-G. A.
Methyl-Senföl	$\text{CS} : \text{N} \cdot \text{CH}_3$	0,1 % verhindert Fäulnisse und Schimmelbildung; 0,02 % beides nicht	Verf., diese Abhandlung
Aethyl-Senföl	$\text{CS} : \text{N} \cdot \text{C}_2\text{H}_5$	Verhindert bei Sättigungsconcentration (weniger als 0,1 %) Fäulnisse und Schimmelbildung; bei 5 facher Verdünnung nicht mehr	
Phenyl-Senföl	$\text{CS} : \text{N} \cdot \text{C}_6\text{H}_5$	Dito	
Löffelkrautöl (von Cochlearia off.)	$\text{C}_4\text{H}_9 \text{N} \text{CS} \text{N}$, d. i. Butylsenföl	0,005 % (gesättigte wässrige Lösung) hindert die Fäulnisse nicht; wohl aber das Schimmelwachsthum	
Knoblauch und Knoblauchöl	$\text{S} \cdot (\text{C}_2\text{H}_5)_2$	25 g Knoblauch (zerschnitten), mit 100 ccm heissem Wasser übergossen, zeigt beim Stehen an der Luft nach acht Tagen starke Verpilzung (von Bakterien)	

Praktisch ist die schimmelfeindliche Beschaffenheit der Terpene von grosser Bedeutung. Gar manche Speisen, Fruchtsäfte, Conserven, Saucen u. dgl. würden rasch verderben, wenn nicht Gewürze mit Terpengehalt zugesetzt wären.

Das Cymol, welches den Terpenen nahe steht — die letzteren lassen sich alle durch Schütteln mit wenig conc. Schwefelsäure in Kamphen oder Tereben ($C_{10}H_{16}$) überführen, und das Kamphen ist ein Benzoladditionsproduct, Cymoldihydrür ($C_{10}H_{14}, H_2$) — ist ein ungleich schwächeres Gift als die Terpene. Während Terpentin noch bei 1:75 000 Milzbrandbacillen im Wachsthum behindert (R. Koch), ferner Schimmelbildung auf guten Nährsubstraten bei 1:50 000 hintertreibt, vermag Cymol bei 1:7500 Schimmelbildung und Fäulniss nicht zu hindern. Damit fällt einiges Licht auf die giftige Beschaffenheit der Terpene.

Manche ätherische Oele (im weiteren Sinne des Wortes) sind Aldehyde; so der Zimmtaldehyd, das Vanillin; sie sind theils durch die Aldehydgruppe, theils wegen anderer Atomgruppen giftig.

Im Baldrianöl kommt eine Säure als wirksamer Bestandtheil vor; nämlich die (Iso-)Baldriansäure; sie ist zwar ein Pilzgift, kann aber bei 0,2 % oder bei 0,05 % von manchen Bakterien sogar als Kohlenstoffnahrung (freilich als schlechte) verwendet werden (Verf. in Milchzeitung 1897 Nr. 2).

Eine besondere Gruppe von ätherischen Oelen sind die Senföle; sie enthalten alle die Atomgruppe ($CS:N-$) an einen einwerthigen Atomkomplex (Allyl, Butyl, Phenyl u. s. w.) gebunden. Da sie alle von fast gleicher Giftigkeit sind, so ist offenbar jene erste Atomgruppe maassgebend für den giftigen Charakter.

Im Grossen und Ganzen kann man sagen, dass die ätherischen Oele starke Pilzgifte sind; manche vergleichen sich den wirksamsten mineralischen Giften. Wenn z. B. Terpentinöl noch bei 1:50 000 antiseptisch wirkt, so ist eine derartige Wirkung nur noch übertroffen durch die der bekannten Mineralgifte Sublimat, Höllenstein (letzterer ist wohl das allerstärkste Pilzgift).

(Aus dem chem. Laboratorium des physiol. Instituts der Universität Breslau.)

Ueber den Cholestearingehalt der Blutkörperchen.

Von

Eberhard Hopner.

Es ist eine seit langer Zeit bekannte Thatsache, dass sowohl im Plasma, als in den Blutkörperchen Cholestearin enthalten ist. Nachdem es sich nun durch die Untersuchungen Hürthle's¹⁾ gezeigt hat, dass das Cholestearin im Plasma in Form von Estern — der Palmitin- und Oleinsäure — vorkommt, lag es nahe, zu untersuchen, ob das in den Blutkörperchen enthaltene Cholestearin frei oder in ähnlicher Weise wie im Plasma an Fettsäure oder vielleicht auch an andere Stoffe gebunden enthalten sei.

Die bisher vorliegenden Arbeiten gaben hierüber keine sichere Auskunft. Hoppe-Seyler²⁾ und Manasse³⁾ gewannen das Cholestearin der Blutkörperchen aus dem Aetherextract durch Verseifen mit Kalilauge. Hierbei würden etwaige esterartige Verbindungen des Cholestearins, ebenso wie dies bei früheren Untersuchungen des Plasmas der Fall war, gespalten worden sein.

Gegen ein Vorkommen von Fettsäureestern des Cholestearins in den Blutkörperchen sprachen die Angaben von Hoppe-Seyler⁴⁾, nach welchen rothe Blutkörperchen keine Fette, also auch keine Fettsäuren enthalten, Angaben, welche in letzter Zeit durch Untersuchungen von Abderhalden⁵⁾ eine Bestätigung fanden. Zu

1) Zeitschrift für physiologische Chemie Bd. 21 S. 331.

2) „Ueber das Vorkommen von Cholestearin und Protagon und ihre Betheiligung bei der Bildung des Stroma der rothen Blutkörperchen.“ Hoppe-Seyler's Medicin.-chem. Untersuchungen S. 143. 1866.

3) „Ueber das Lecithin und Cholestearin der rothen Blutkörperchen.“ Zeitschrift für physiologische Chemie Bd. 14 S. 442.

4) Hoppe-Seyler, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse S. 304. 1865.

5) E. Abderhalden, „Zur quantitativen Analyse des Blutes.“ Zeitschrift für physiologische Chemie Bd. 25 S. 65.

Gunsten des Vorkommens von Cholestearin in freiem Zustande könnte man Angaben von Wooldridge¹⁾ anführen, der Cholestearin unmittelbar durch Extraction der Stromata der rothen Blutkörperchen mit kaltem Aether erhielt. Diese letzteren Angaben haben bisher eine Bestätigung nicht gefunden.

Ich verfuhr zunächst bei der Untersuchung der Blutkörperchen in entsprechender Weise, wie Hürthle bei der Untersuchung des Plasmas verfahren war. Die rothen Blutkörperchen vom Pferde wurden so, wie sie sich nach 24 Stunden aus dem Oxalatblute abgesetzt hatten, mit dem dreifachen Volumen Alkohol gefällt; der Niederschlag blieb mit dem Alkohol im Wärmeschränk bei einer Temperatur von etwa 40° C 48 Stunden stehen. Dann wurde der Alkohol abgesaugt (Alkoholextract I) und der Niederschlag wieder mit dem gleichen Volumen Alkohol unter Umschütteln in der Wärme extrahirt, worauf der Alkohol ebenfalls abgesaugt wurde (Alkoholextract II). Die beiden Alkoholextracte wurden gesondert in den Eisschränk gestellt. In gleicher Weise wurde zur Controle jedes Mal das Plasma verarbeitet.

Nach einigen Stunden begannen dann aus den Alkoholextracten Substanzen auszufallen. Um die Ausscheidung zu befördern, wurden den Alkoholextracten einige Male mässige Mengen destillirten Wassers zugesetzt. Hierbei zeigten sich wesentliche Unterschiede in dem Verhalten der Alkoholextracte des Plasmas und der Körperchen. Während nämlich die Menge der in den Alkoholextracten I und II des Plasmas sich abscheidenden Substanzen keine grosse Verschiedenheit zeigte, fielen bei den Blutkörperchen nur im Alkoholextracte I Substanzen in erheblicher Menge aus.

Nach ungefähr einer Woche wurden die Substanzen, die aus den Alkoholextracten ausgefallen waren, durch Absaugen auf einem Filter gesammelt.

Die Alkoholextracte enthielten jetzt noch immer recht beträchtliche Mengen der Substanzen; nachdem sie einige Tage weiterhin im Eisschränke gestanden hatten, fingen wiederum ganz gleich aussehende Substanzen an, in ihnen auszufallen. Nach etwa zwei bis drei Wochen wurden auch sie abfiltrirt.

Die in den Alkoholextracten des Plasmas ausgefallenen

1) Wooldridge, „Zur Chemie der Blutkörperchen.“ Archiv für Physiologie 1881 S. 389.

Substanzen zeigten deutliche Krystallform (strahlen- und büschelförmig angeordnete Nadeln), ebenso die hautartigen, an der Oberfläche der Alkoholextracte aufgetretenen Substanzen; letztere, die stets nur in recht geringer Menge auftraten, bildeten, entsprechend den Erfahrungen von Hürthle, den Palmitinsäureester des Cholestearins; erstere, die weitaus das Uebergewicht hatten, den Oelsäureester des Cholestearins.

Die aus den Alkoholextracten der Körperchen ausgefallenen Substanzen liessen keine deutliche Krystallform erkennen.

Schon der äussere Anschein sprach dagegen, dass man es mit Fettsäureestern des Cholestearins zu thun hatte. Sie wurden in Aether zu lösen versucht. Hierbei löste sich nur ein Theil auf; der Aether wurde abfiltrirt und mit Alkohol versetzt. Im Eisschranke fielen dann beim Verdunsten des Aethers Tafeln von der charakteristischen Form des Cholestearins aus. Der Schmelzpunkt lag bei etwa 140°C. ; Cholestearin schmilzt bei 145°C. Die Krystalle waren also noch ein wenig verunreinigt. Nachdem sie aus heissem Alkohol umkrystallisirt worden waren, hatten sie dann constant einen Schmelzpunkt (uncorrigirt) von 144°C. , waren also reines Cholestearin. Eine weitere Untersuchung der Krystalle erübrigte sich, da Manasse in der oben angeführten Arbeit bereits die Identität des Cholestearins der Blutkörperchen mit dem der Gallensteine nachgewiesen hat.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass in den Blutkörperchen Cholestearin in freiem Zustande enthalten ist. Fettsäurecholestearinester enthalten die Blutkörperchen im Gegensatz zum Blutplasma nicht.

Die Abscheidung des Cholestearins aus den in der oben geschilderten Weise erhaltenen Alkoholextracten war keine vollkommene. Wurden die Filtrate der Cholestearinniederschläge auf dem Wasserbade auf ein geringes Volumen eingedampft und mit Alkohol ausgekocht, so liessen sich aus den Alkoholextracten leicht neue, nicht unerhebliche Mengen von Cholestearin gewinnen. Das oben geschilderte Verfahren ist also zu einer quantitativen Bestimmung des Cholestearins in den Blutkörperchen nicht geeignet. Ich suchte desshalb nach einer neuen, besseren Methode.

Zu den bisher beschriebenen Versuchen hatten rothe Blutkörperchen vom Pferde gedient, die noch mit Plasma vermischt waren. Um dieselben vom Plasma vollständig zu befreien, veranstaltete ich Senkungs-, wie Centrifugirversuche mit verschiedenen Salzlösungen.

Leider führten die Senkungsversuche zu keinem befriedigenden Resultate, so dass centrifugirt werden musste, was wegen der geringen Grösse der mir zur Verfügung stehenden Centrifuge viel Zeit in Anspruch nahm. Die Körperchen, welche sich beim Centrifugiren des Oxalatplasmas am Boden des Gefässes abgesetzt hatten, wurden mit dem sechsfachen Volumen einer 3 $\frac{1}{2}$ procentigen Chlornatriumlösung gut durchgerührt und nochmals centrifugirt. Bei den späteren Versuchen mit Hundeblood liess ich das Blut gerinnen, goss nach 24 Stunden das Serum ab, zerquetschte den Blutkuchen sorgfältig und vertheilte ihn in dem sechs- bis achtfachen Volumen der Chlornatriumlösung. Der Brei wurde dann durch Mull gepresst, um das Fibrin zu entfernen, und centrifugirt. Die Körperchen liessen sich nach Abgiessen der Waschflüssigkeit stets nur recht schwer vom Boden der Centrifugengläser herauskratzen, eine so zähe Beschaffenheit zeigten sie. Ich verzichtete darauf, die Körperchen nochmals zu waschen, da ich keine Waschflüssigkeit finden konnte, die beim zweiten Waschen die Körperchen nicht stark angegriffen hätte; auch konnten sich in dem Brei der Körperchen Mengen von Plasma, resp. Serum, die einen Einfluss auf die Untersuchung hätten ausüben können, nicht mehr befinden.

Von den Körperchen wurde eine kleine Menge im Wiegegläschen abgewogen, dann bis zur Gewichtskonstanz im Luftbade bei einer Temperatur von 100°—120° C. getrocknet. Aus dem Verhältniss des Gewichtes der feuchten und der trockenen Körperchen wurde dann berechnet, wie viel Trockensubstanz in den verarbeiteten Blutkörperchen vorhanden war.

Die Hauptmenge der Blutkörperchen wurde gewogen und mit dem etwa vierfachen Volumen Alkohol verrührt, für 48 Stunden in den Wärmeschrank gestellt und oft durchgerührt. Dann wurde der Alkohol auf der Nutsche abgesaugt, der Niederschlag von Neuem mit Alkohol (etwa $\frac{2}{3}$ des zuerst verwendeten Volumens) verrieben, bis zum deutlichen Sieden des Alkohols auf dem Wasserbade erhitzt und der Alkohol abgesaugt. Der Niederschlag wurde noch einmal mit der gleichen Menge Alkohol wie vorher verrieben und gekocht. Der Alkohol wurde wieder abgesaugt und der Niederschlag schliesslich mehrere Male mit heissem Alkohol nachgespült. Die vereinigten 3 Alkoholextrakte wurden in einer Porcellanschale auf dem kochenden Wasserbade stark eingeengt und zur Entfernung des Alkohols mit Wasser abgedampft.

Die wässrige Flüssigkeit und die etwa ausgeschiedenen Massen wurden mit Hülfe von Aether in einen Scheidetrichter gebracht und fünf Mal zehn Minuten mit neuen Mengen Aether geschüttelt. Von den vereinigten ätherischen Lösungen wurde der Aether in einem Kolben abdestillirt, der Rückstand im Exsiccator getrocknet und gewogen. Es wurden auf diese Weise quantitativ alle in Alkohol und Aether löslichen Substanzen — unter ihnen selbstverständlich auch alles Cholestearin, bezw. etwaige Ester desselben — erhalten.

Es galt jetzt, das Cholestearin von den anderen Substanzen zu trennen. Bei Versuchen, die hierüber angestellt wurden, zeigte es sich, dass der Essigäther ein gutes Mittel zum Lösen und Umkrystallisiren des Cholestearins ist. Dasselbe löst sich ziemlich leicht in ihm, besonders in der Wärme, ist auch bei Zimmertemperatur in ihm löslich und krystallisirt beim langsamen Verdunsten in schönen Nadeln aus. Der grösste Vortheil des Essigäthers ist aber der, dass die anderen Substanzen, welche ausser Cholestearin im Aetherextract der Blutkörperchen enthalten sind, sich zwar in warmem Essigäther lösen, sich aber beim Erkalten wieder abscheiden.

Es wurde desshalb der Aetherextract der Blutkörperchen mit Essigäther zum Sieden erhitzt und dann abgekühlt. Der Essigäther wurde abfiltrirt. Die ausgeschiedenen Massen wurden in gleicher Weise noch zwei Mal mit Essigäther extrahirt. Dann wurde mit kaltem Essigäther so lange nachgespült, bis ein auf einem Uhrschälchen verdunstender Tropfen des filtrirenden Essigäthers keinen deutlichen Rückstand mehr hinterliess. Der Essigätherextract, der noch gefärbt war, wurde mit einigen Messerspitzen Knochenkohle gekocht, wieder filtrirt und so lange nachgespült, bis ein verdunstender Tropfen keinen Rückstand mehr hinterliess. Der Essigätherextract war nun fast völlig farblos; der Essigäther wurde im gewogenen Kolben abdestillirt, der Kolben mit dem Rückstand getrocknet und gewogen. In dem Kolben befand sich jetzt fast reines Cholestearin, das einen nur um wenige Grade niedrigeren Schmelzpunkt als chemisch reines Cholestearin hatte und beim Umkrystallisiren aus Aetheralkohol in den bekannten Tafeln auskrystallisirte. Da die Verunreinigungen des Essigätherextractes nur sehr gering waren (die Waage zeigte sie kaum mehr an), so werden die später angeführten Gewichtszahlen der Essigätherextracte genügen, um die Cholestearinmengen der Blutkörperchen bei den verschiedenen Versuchen anzugeben und zu vergleichen. Nach weiterem Umkrystallisiren aus heissem

Alkohol hatten die Krystalle den constanten Schmelzpunkt 144° C. Ester oder andere Verbindungen des Cholestearins konnten auch bei dieser Methode niemals aus den Blutkörperchen erhalten werden.

Von der Brauchbarkeit der Methode zur quantitativen Bestimmung überzeuete ich mich durch den folgenden Controlversuch. Ich theilte eine Portion Blutkörperchen vom Pferde nach dem Centrifugiren in zwei Theile und bestimmte in jedem den Essigätherextract in der beschriebenen Weise.

Hierbei ergab sich:

Portion I: in 100 g Trockensubstanz 0,25 g Essigätherextract,

II: „ 100 g „ 0,26 g „

Nach dieser Methode bestimmte ich den Cholestearingehalt in den rothen Blutkörperchen des Pferdes, also eines Pflanzenfressers, und in den rothen Blutkörperchen des Hundes, als eines Vertreters der Fleischfresser.

Drei der Bestimmungen am Hunde wurden gemacht, nachdem der betreffende Hund eine Zeit lang gehungert hatte, drei andere, nachdem der betreffende Hund eine Zeit lang eine an Kohlehydraten reiche Nahrung erhalten hatte. Die näheren Bedingungen sind aus dem zum Schluss folgenden Protokoll ersichtlich.

100 g Trockensubstanz der Blutkörperchen enthalten Cholestearin:

Pferd		Hund		
Versuch		Versuch		
Ia	0,250	I	0,621	Hunger
„ Ib	0,260	„ II	0,508	
„ II	0,255	„ III	0,257	
„ III	0,333	„ IV	0,507	Fütterung mit Kohlehydraten
„ IV	0,303	„ V	0,604	
„ V	0,247	„ VI	0,526	

Aus der Zusammenstellung dieser Zahlen geht hervor:

1. Der Gehalt der Blutkörperchen des Pferdes an Cholestearin ist wesentlich geringer als der des Hundes. Der Procentgehalt der Blutkörperchen an Cholestearin beträgt, auf Trockensubstanz berechnet, im Durchschnitt

beim Pferde 0,275 %,

beim Hunde 0,552 %.

2. Ein Unterschied im Gehalt der Blutkörperchen des Hundes an Cholestearin scheint bei kurze Zeit dauerndem Hunger und bei einer kohlehydratreichen Nahrung nicht vorhanden zu sein. Der auffallend niedrige Cholestearingehalt im dritten Hungerversuch

lässt sich vielleicht durch eine längere Dauer des Hungers erklären. Der Hund hungerte unter Controlle ein und eine halbe Woche und hatte wahrscheinlich auch schon vorher eine Zeit lang wenig oder gar nichts zu fressen bekommen.

Der Grund, warum in den Versuchen am Hunde der Cholestearingehalt beim Hunger und bei Kohlehydratfütterung bestimmt wurde, war die Angabe von W. Lummert¹⁾, dass der Ligroinextract des Gesamtblutes des Hundes bei Fütterung mit Kohlehydraten grösser ist als im Hunger (und bei Fütterung mit Fleisch). Lummert hat nicht untersucht, welche Bestandtheile des Ligroinextractes diese Zunahme bedingen. Es war möglich, dass an der Zunahme des Ligroinextractes auch das Cholestearin der Blutkörperchen betheiligt sei. Den Angaben von Lummert stehen allerdings scheinbar die Angaben von Fr. N. Schulz²⁾ entgegen, nach welchen der Aetherextract des Blutes bei hungernden Tauben zunimmt. Auch hierbei wäre die Frage aufzuwerfen, ob an dieser Zunahme das Cholestearin der Blutkörperchen betheiligt ist.

Nach den oben mitgetheilten Versuchen scheint es, als ob der Cholestearingehalt der Blutkörperchen im Allgemeinen von der Ernährung unabhängig ist. Jedoch sind die Versuche nicht zahlreich genug, um ein abschliessendes Urtheil zu gestatten.

Es ist ferner von Interesse, die von mir für den Cholestearingehalt der Blutkörperchen gefundenen Werthe mit denen zu vergleichen, die Abderhalden³⁾ bei seinen Gesamtanalysen des Blutes für Cholestearin in den Blutkörperchen der auch von mir untersuchten Thierarten gefunden hat.

Ich hatte meine Werthe auf die Trockensubstanz der Blutkörperchen berechnet, während Abderhalden seine Werthe auf feuchte Blutkörperchen berechnet hat. Ich konnte meine Werthe natürlich leicht auf feuchte Blutkörperchen umrechnen, auf Grund der von mir gemachten Trockenbestimmungen.

Unsere Zahlen lassen sich gut vergleichen, insofern Abderhalden sich einer der von mir angewandten analogen Methode zur Trennung der Körperchen vom Plasma bediente. Er gibt nämlich an, dass er sich hierbei an die von Bunge in seiner Arbeit „Zur quantitativen

1) Dieses Archiv Bd. 71 S. 176.

2) Ebenda Bd. 65 S. 299.

3) a. a. O.

Analyse des Blutes“¹⁾ angegebene Methode gehalten habe. Hierbei werden die Körperchen, in derselben Weise wie bei mir, mit einer Kochsalzlösung gewaschen und centrifugirt. Die Waschflüssigkeit wurde gewonnen dadurch, dass einer gesättigten Chlornatriumlösung das 10-, 12- 15- oder 18fache Volumen destillirten Wassers zugesetzt wurde. Einen Unterschied im Verhalten der Blutkörperchen gegen diese verschiedenen Lösungen nahm Bunge nicht wahr. Die mit dem 10fachen Volumen destillirten Wassers verdünnte, gesättigte Kochsalzlösung entspricht etwa der von mir verwandten $3\frac{1}{2}\%$ igen, die anderen sind von entsprechend geringerer Concentration.

Auf feuchte Blutkörperchen umgerechnet, fand ich im Durchschnitt den Gehalt an Cholestearin bei den Blutkörperchen
des Pferdes 0,1156 %,
des Hundes 0,1926 %.

Abderhalden fand bei

Pferd I	0,0388 %	Hund I	0,2115 %
„ II	0,0661 %	„ II	0,1255 %

Mit Ausnahme von Hund I, wo der von ihm gefundene Werth ein wenig höher ist als mein Durchschnittswerth für Hunde, habe ich also mit meiner Methode beträchtlich höhere Werthe für das Cholestearin der Blutkörperchen gefunden, als Abderhalden mit der von ihm angewendeten, von Hoppe-Seyler herrührenden Methode der Verseifung. Ich glaube, dass die von mir angewendete Methode den Vorzug vor der Hoppe-Seyler's verdient. Der letzteren haften zwei Uebelstände an: erstens ist die Ausschüttelung der Seifenlösung mit Aether wegen der Emulsionsbildung eine häufig recht unangenehme und langwierige Arbeit, und zweitens gehen bei dem Ausschütteln Seifen in den wasserhaltigen Aether mit hinein, deren Trennung vom Cholestearin sich nicht ohne Verlust an letzterem ausführen lässt.

Die geschilderte Methode zur Darstellung und Bestimmung des Cholestearins der Blutkörperchen beruht im Wesentlichen auf der Verwendung des Essigäthers, in welchem das Cholestearin leichter löslich ist als die anderen Bestandtheile des Aetherextractes. Auch die Ester des Cholestearins zeigen eine ähnliche Löslichkeit in Essigäther wie das Cholestearin selbst. Man kann dershhalb auch

1) Zeitschrift für Biologie Bd. 12 S. 191. 1876.

die Cholestearinester aus dem Aetherextract des Plasmas mit Hülfe des Essigäthers isoliren.

Ebenso wie die Blutkörperchen wurde das Plasma, resp. Serum mit Alkohol gefällt. Der Alkohol wurde abgesaugt; der durch Alkohol erzeugte Niederschlag wurde mit Alkohol verrieben, gekocht, der Alkohol wieder abgesaugt und dies nochmals wiederholt. Aus den vereinigten Alkoholextracten erhielt ich auf die gleiche Art, wie ich das oben bei der Verarbeitung der Alkoholextracte der Körperchen geschildert habe, zunächst den Aetherextract. Der Aetherrückstand wurde nun mit Essigäther erwärmt. Hierbei löste sich derselbe fast vollkommen auf. Beim Abkühlen schied sich ein grosser Theil wieder syrupös ab. Der Essigäther wurde verdunstet; der Rückstand wurde in Aether gelöst. Aus der ätherischen Lösung krystallisirte nach Zusatz von wenig Alkohol beim langsamen Verdunsten der Oelsäureester in langen Nadeln aus. Die Mutterlauge desselben enthielt in einigen Versuchen auch freies Cholestearin.

In dem Blutplasma ist also unter gewissen noch näher festzustellenden Bedingungen neben den Estern des Cholestearins auch freies Cholestearin enthalten.

Protokoll.

A) Versuche mit Blutkörperchen vom Pferde.

Versuch I.

2,2686 g feuchte Körperchen enthalten 1,0388 g Trockensubstanz.

A) 198 g Körperchen.

In 198 g Körperchen sind 90,626 g Trockensubstanz.

Gewicht des Aetherextractes 1,0274 g,

„ „ Essigätherextractes 0,2269 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 1,1352 g Aetherextract,

„ 100 „ „ „ 0,25 „ Essigätherextract.

B) 188 g Körperchen.

In 188 g Körperchen sind 86,048 g Trockensubstanz.

Gewicht des Aetherextractes 1,0797 g,

„ „ Essigätherextractes 0,224 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 1,2555 g Aetherextract.

„ 100 „ „ „ 0,26 „ Essigätherextract.

Versuch II.

110 g Körperchen.

In 2,8996 g Körperchen sind 1,1995 g Trockensubstanz,

" 110 " " " 45,504 " "

Gewicht des Essigätherextractes 0,1163 g.

In 100 g Trockensubstanz der Blutkörperchen sind 0,255 g Essigätherextract.

Versuch III.

120 g Körperchen.

In 2,9409 g Körperchen sind 1,2332 g Trockensubstanz,

" 120 " " " 50,3209 " "

Gewicht des Essigätherextractes 0,1678 g.

In 100 g Trockensubstanz der Blutkörperchen sind 0,333 g Essigätherextract.

Versuch IV.

87 g Körperchen.

In 2,7201 g Körperchen sind 1,0485 g Trockensubstanz,

" 87 " " " 33,535 " "

Gewicht des Aetherextractes 0,8581 g,

" " Essigätherextractes 0,1015 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 2,5588 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,3026 " Essigätherextract.

Versuch V.

117 g Körperchen.

In 3,7956 g feuchten Körperchen sind 1,4606 g Trockensubstanz,

" 117 " " " 44,54 " "

Gewicht des Aetherextractes 0,8188 g,

" " Essigätherextractes 0,1113 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 1,8186 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,2472 " "

B) Versuche mit Blutkörperchen vom Hunde.

Das Blut wurde den Hunden ohne Narkose aus einem Seitenast der *arteria cruralis* entnommen. Der Hautschnitt wurde durch eine subcutane Cocain-injection schmerzlos gemacht.

Versuch I.

Hund. 6,5 kg. 1 Woche Hunger.

47 g Körperchen.

In 0,9851 g Körperchen sind 0,3366 g Trockensubstanz,

" 47 " " " 16,063 " "

Gewicht des Aetherextractes 0,3415 g,

" " Essigätherextractes 0,0997 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 2,1265 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,6208 " Essigätherextract.

Versuch II.

Hund. 12,8 kg. 5 Tage Hunger.

153 g Körperchen.

In 2,8882 g Körperchen sind 1,0225 g Trockensubstanz,

" 153 " " " 54,1664 " "

Gewicht des Aetherextractes 1,2303 g,

" " Essigätherextractes 0,2724 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 2,2714 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,5029 " Essigätherextract."

Versuch III.

Hund. 10 kg. 1½ Woche Hunger.

105 g Körperchen.

In 1,4545 g Körperchen sind 0,5796 g Trockensubstanz,

" 105 " " " 41,8418 " "

Gewicht des Aetherextractes 0,6503 g,

" " Essigätherextractes 0,1076 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 1,5542 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,25716 " Essigätherextract.

Versuch IV.

Hund. Gewicht 15 kg. 3 Tage Hunger. Dann 6 Tage Fütterung: zuerst täglich 500 g Fleisch, 300 g Stärke, zuletzt 750 g Fleisch und 100 g Zucker. Zunahme: 1,75 kg.

125 g Körperchen.

In 2,43 g Körperchen sind 0,8249 g Trockensubstanz,

" 125 " " " 42,434 " "

Gewicht des Aetherextractes 0,8391 g,

" " Essigätherextractes 0,2151 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 1,9775 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,5069 " Essigätherextract.

Versuch V.

Hund. Gewicht 23 kg. 1 Tag Hunger, darauf 4 Tage lang je 1 kg Fleisch und 250 g Stärke. Am Abend vor der Blutentziehung noch ausserdem 150 g Fleisch und 100 g Zucker. 5 Stunden vorher 175 g Fleisch und 100 g Zucker. Zunahme des Körpergewichts unbedeutend.

140 g Körperchen.

In 1,4707 g Körperchen sind 0,5337 g Trockensubstanz,

" 140 " " " 50,8043 " "

Gewicht des Aetherextractes 0,9932 g,

" " Essigätherextractes 0,3069 g.

In 100 g Trockensubstanz sind 1,9547 g Aetherextract,

" 100 " " " 0,6040 " Essigätherextract.

Versuch VI.

Hund. Gewicht 16 kg. 1 Tag Hunger, dann 4 Tage lang 750 g Fleisch, 160 g Stärke. Am Abend vor der Blutentziehung noch ausserdem 250 g Fleisch und 80 g Stärke. 5 Stunden vorher noch 250 g Fleisch und 100 g Zucker. Zunahme des Körpergewichts unbedeutend.

163 g Körperchen.

In	2,2307 g Körperchen	sind	0,8201 g Trockensubstanz,
"	168	"	" 59,9257 "
	Gewicht des Aetherextractes	1,1986 g,
	" " Essigätherextractes	0,3154 g.
In	100 g Trockensubstanz	sind	2,0001 g Aetherextract,
"	100 "	"	0,5263 " Essigätherextract.

Ueber den Mechanismus des Zehenstandes.

Zum Theil nach Untersuchungen von Gräfin Dr. M. v. Linden.

Von

P. Grützner (Tübingen).

(Mit 14 Textfiguren.)

Wie wohl ziemlich allgemein bekannt, ist der Mechanismus des Zehenstandes, beziehungsweise des sich auf die Zehenerhebens eine schon seit längerer Zeit und von verschiedener Seite in Angriff genommene Frage. Schon hieraus allein ist zu schliessen, dass diese so überaus einfach, ja Manchem vielleicht geradezu simpel erscheinende Angelegenheit keineswegs so einfach ist, was — nebenbei bemerkt — auch schon daraus hervorgeht, dass hervorragende Forscher grobe Fehler hierbei gemacht haben.

Wenn ich hier noch einmal auf diese Frage zurückkomme und über Versuche berichte, die zum Theil etwa drei Jahre¹⁾ zurückliegen, so geschieht dies desshalb, weil — wie ich glaube — meine Versuche manches Neue bringen und meine Darstellung — der Nachfolger hat es ja stets leichter als seine Vorgänger — namentlich für den Schüler einfacher und leichter verständlich sein dürfte als die meisten vorhergehenden.

Ich beginne gleich mit der Darstellung des Mechanismus vom Zehenstande, indem ich hierbei die Anschauungen meines verstorbenen Freundes und Collegen Henke²⁾ (die ich auch durch vielfachen mündlichen Verkehr auf das Genaueste kennen lernte), sowie namentlich die vortrefflichen und eingehenden Untersuchungen von O. Fischer³⁾ über diese und ähnliche Fragen zu Grunde lege.

1) Die weiter unten mitzutheilenden Versuche wurden durch längere Abwesenheit von Fräulein v. Linden unterbrochen.

2) Zeitschr. für ration. Medicin. 3. Reihe Bd. 24 S. 247. 1865.

3) Archiv für Anatomie (und Physiol.) 1895 S. 101.

In erster Linie ist auf das Bestimmteste zu betonen, dass es sich zunächst handeln soll um statische Verhältnisse. Weder dem ganzen Körper, noch irgend einem nennenswerthen, d. h. grösseren Theil desselben dürfen irgend welche Geschwindigkeiten ertheilt werden. Der Einfachheit halber denken wir uns daher denselben in den verschiedenen Stellungen in vollkommener Ruhe und ersetzen

ihn durch ein System von Stäben AB , BD und BC (s. Fig. 1), die zunächst in keiner Weise gegen einander beweglich, sondern vollkommen fest wären. A ruht auf der Erde, C ist durch einen kleinen Klotz K unterstützt. Es ist klar, dass dieses Stabsystem in labilem Gleichgewicht stehen kann, wenn sein Schwerpunkt S , der etwas vor und unter E liegen mag, unterstützt ist, die Senkrechte von S auf die horizontale Unterlage, also zwischen A und C fällt. Jetzt denke ich mir BD im Punkt B um eine horizontale, auf der Ebene des Papiers senkrecht stehende Achse beweglich, während ABC nach wie vor fest bleibt. Was wird geschehen? Zunächst wird der

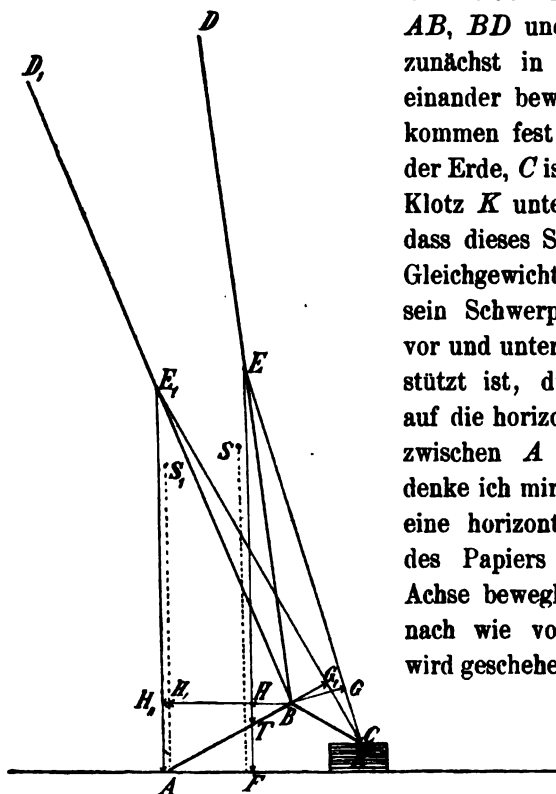


Fig. 1.

Stab BD nach vorn umkippen; denn sein Schwerpunkt E liegt ein gut Theil vor seiner

Unterstützung in B ; ABC aber steht fest, wenn auch in labilem Gleichgewicht. Dieses Umkippen kann man aber verhindern durch einen Zug nach hinten, also etwa durch einen Faden EC , der aber stark genug sein müsste, um das Vornüberfallen zu verhindern. oder durch einen elastischen Strang EC , der die Punkte E und C einander zu nähern sich bestrebt, aber bei der Länge EC gerade die nöthige Spannung aufweisen müsste, um dem Zuge des Stabes BD nach vorn das Gleichgewicht zu halten. Dies

wird stattfinden, wenn die nach hinten drehende Componente des elastischen Zuges einerseits, sowie die nach vorn drehende Componente des vornüber geneigten Stabes BD andererseits (beide der Einfachheit halber auf den Punkt E bezogen, welcher zugleich der Schwerpunkt des Stabes BD sein mag) einander gleich sind. Die Hebelarme dieser Kräfte aber sind die von B aus auf die Krafrichtungen EC beziehungsweise EF gefällten Senkrechten, BG und BH . Umgekehrt wie diese Hebelarme müssen sich natürlich die in den genannten Richtungen selbst wirkenden Kräfte verhalten. Der Stab BD wird also nicht umfallen, sondern der gesammte, von den Kräften EC und EF abwärts, beziehungsweise von EC auch aufwärts ausgeübte Zug fällt in die Stange BE und macht sich als Druck auf das Achsenlager in B bemerklich.

Der Vollständigkeit halber haben wir aber noch eine Kraft in Rechnung zu setzen, die von den meisten Bearbeitern unserer Frage wohl desshalb nicht erwähnt worden ist, weil sie zum theoretischen Verständniss der ganzen Frage von keinem Belange ist, wohl aber bei dem Balanciren des Körpers im Stand von der grössten Wichtigkeit, bei der Erhebung selbst aber geradezu unentbehrlich ist. Zu dem Zuge der Schwere nach vorn addirt sich nämlich noch ein zweiter, in gleicher Art wirkender Zug hinzu, den wir der Einfachheit halber auch in dem Punkte E des Stabes BD in verticaler Richtung angreifen lassen wollen, und der durch den schwächeren, elastischen Strang ET dargestellt sein mag. Seine Zugkraft muss natürlich zu derjenigen der Schwerkraft hinzu addirt werden, so dass, wie man leicht sieht, der Stab BD weder nach vorn noch nach hinten umkippt, wenn folgende Beziehungen bestehen.

Die Schwerkraft des Stabes BD (wir wollen sie P nennen) + der in gleicher Richtung wirkend gedachte Zug des vorderen elastischen Stranges ET (M_v) multiplicirt mit ihrem gemeinschaftlichen Hebelarm BH muss gleich sein dem Zuge des Stranges EC (M_h) multiplicirt mit seinem Hebelarm BG :

$$(P + M_v) BH = M_h \cdot BG.$$

Verwandeln wir nun die verschiedenen Stäbe in den menschlichen Körper, so ist es klar, dass ABC das Gerüst des Fusses im Durchschnitt darstellt, also A die Metatarsusköpfe, B das Fussgelenk und C die Ansatzstelle der Achillessehne am Fersenbein. EC ist die Gesamtheit der Wadenmusculation, BD der abgesteift gedachte Körper und in EF ist eingezeichnet der in diese Richtung verlegte

Zug der Antagonisten der Wadenmuskulatur (also wesentlich des *Tibialis anticus ET*).

Wir können, weil er, wie gesagt, für das theoretische Verständniss der Feststellung des Stabes BD , das ist der Tibia und des ganzen abgesteift gedachten Körpers, nicht erforderlich ist, sondern sich nur einfach zur Schwerkraftswirkung hinzu addirt, zunächst von ihm absehen und kommen also zu dem Ergebniss, dass der durch einen niedrigen Klotz (K) von ein paar Centimeter Höhe unter der Ferse unterstützte menschliche Körper (in labilem Gleichgewicht natürlich) stehen bleibt, wenn der Zug der Wadenmuskulatur (ausgedrückt in Gramm) BH/BG mal so stark ist, als die Schwere des menschlichen Körpers über B (also ausschliesslich der Füsse).

Was geschähe nun, wenn ich jetzt den Klotz K wegzöge? Das System der beiden Stangen (BD und der geknickten Stange ABC) kippte nach hinten um; denn seine Schwerpunktslinie, die Senkrechte von S , fällt hinter den jetzt einzigen Unterstützungspunkt A . Will man dieses Umkippen vermeiden, so muss der Schwerpunkt des gesamten Systems, $ABCD$, über A fallen. Das ist auf verschiedene Weise zu erreichen; zunächst, was uns hier am meisten interessiert, dadurch, dass BD in B nach vorn gebeugt wird und in die Stellung BD_1 übergeht. Da BD in jeder beliebigen, nach vorn gebeugten Stellung über B feststeht, sobald nur in oben auseinandergesetzter Weise die nach hinten und die nach vorn drehenden Componenten einander das Gleichgewicht halten, so muss jetzt das ganze System, indem EC sich etwas verlängert zu E_1C und eine etwas stärkere Spannung als vorher angenommen hat, über A in labilem Gleichgewicht stehen bleiben. Der Schwerpunkt von dem ganzen System $ABCD_1$, nämlich S_1 , liegt über A .

Dies aber entspricht im Wesentlichen dem Stand auf den Zehen. Wir werden also dann auf den Zehen stehen können, wenn 1. die Schwerlinie des gesamten Körpers (ausschliesslich der auf dem Boden haftenden Fusstheile) in die Unterstützungsfläche fällt und wenn 2. BH_1 mal der Körperlast (ohne Füsse) = BG , mal dem Muskelzuge CE , ist, (wobei von dem antagonistischen Muskelzuge vor B abgesehen ist).

In Wirklichkeit gestalten sich die Verhältnisse einfacher, weil in Folge der verschwindenden Masse der abgehobenen Fusstheile gegenüber dem ganzen Körpergewicht die Linien BH , und BH_1 , (und sogar BH) nicht nennenswerth von einander verschieden sind.

Anders wäre es natürlich, wenn AB sehr lang und namentlich nach B zu sehr schwer wäre.

Schliessen wir an diese Statik des Zehenstandes gleich die Mechanik des sich Erhebens auf die Zehen an, so ist die Sache sehr einfach. Stehen wir in etwa militärischer Haltung, oder, wie sie Braune und Fischer¹⁾ nennen würden, in Normalstellung (Tab. IV ihrer Arbeit), so fällt der Schwerpunkt unseres Körpers mehr oder weniger weit hinter die Metatarsusköpfe, unter Umständen zwischen die Fersen. Will man sich jetzt in aufrechter Haltung langsam in die Höhe heben, so wird 1. der Schwerpunkt des Körpers durch Vornüberneigen (das ist durch Drehung desselben in den Fussgelenken nach vorn) über die Unterstützungsfläche der Metatarsalknochen gebracht und 2. die hierdurch schon passiv gedehnte Wadenmusculatur activ stärker gespannt. Hierdurch verkürzt sich die Wadenmusculatur, und da BD unter den obigen Bedingungen nicht nach vorn und vor allen Dingen nicht nach hinten unkippen kann, so ist eine Verkürzung nur denkbar, wenn das ganze System mit andauernder Schwerpunktslage über A sich in die Höhe hebt. Der Hub dauert selbstverständlich so lange an, als die Wadenmusculatur sich unter den oben entwickelten Bedingungen verkürzen kann.

Man kann auch, um den Vorgang der Erhebung auf die Zehen sich klar zu machen, von der oben nach 1. erwähnten Grundstellung (d. h. Körperschwerpunkt über den Metatarsusköpfen) ausgehen und die statischen Verhältnisse untersuchen, nachdem wir uns ein klein wenig erhoben haben und dann in dieser Stellung verharren. Man übersieht ohne Weiteres, dass hierzu nothwendig ist eine Verkürzung und stärkere Spannung der Wadenmusculatur bei gleichzeitiger Haltung des Körperschwerpunktes über der Unterstützungsfläche, folglich muss dieser Zustand während des Vorganges der langsamen Erhebung eingetreten sein.

Nachdem ich so in einer für den Kenner vielleicht etwas ausführlichen, aber, wie ich hoffe, allgemein leicht verständlichen Art, den Mechanismus des Zehenstandes beziehungsweise die Erhebung auf die Zehen auseinandergesetzt, gehe ich zu einigen Einzelheiten über, die sich auf den genannten Vorgang beziehen, sowie

1) Vgl. hierüber die genauen Untersuchungen von W. Braune und O. Fischer, Bd. 15 der Abhandlung der mathem. physikal. Classe der königl. sächs. Gesellsch. der Wissensch., Leipzig 1889, S. 561 und Tafel IV, V und VI.

zu den Versuchen, welche ich über verschiedene darauf bezügliche Fragen angestellt habe.

Wie gewisse Prediger stets mit Erschaffung der Welt beginnen, so können auch wir nicht umhin, mit dem ersten in dieser Richtung angestellten Versuch, nämlich mit dem bekannten Weber'schen¹⁾, anzufangen, weil es immer noch nicht von allen Seiten bestimmt und klar genug ausgesprochen ist, dass die Grundlagen, auf denen Weber seinen Versuch aufbaute, eben falsch sind, dass (um Weiterungen zu vermeiden) vor allen Dingen folgende Weber'sche Behauptung falsch ist: „Steht man mit parallelen Füßen auf dem Boden und bestrebt sich, auf die Zehen oder vielmehr auf den Ballen zu treten, so heben die an der Ferse ziehenden Wadenmuskeln die auf die Achse des Fussgelenkes im Sprungbeine drückende Last des Körpers dadurch in die Höhe, dass sie den einarmigen Hebel des Fusses um die Achse des Zehengelenkes im Köpfchen des ersten Mittelfussknochens als Hypomochlium drehen.“

Mein Freund Henke, der mit dem Blick des begnadeten Künstlers gewisse Vorgänge, ohne sich vielleicht der verschiedenen ursächlichen Beziehungen genau bewusst zu sein, in ihrem Wesen richtig erkannte, hat das Verdienst, gegen diese falsche Weber'sche Auffassung schon im Jahre 1865 aufgetreten zu sein. Aber trotzdem brachten, so viel ich wenigstens weiss, alle Lehrbücher der Physiologie bis vor wenigen Jahren diese irrthümliche Darstellung von Weber, welche Henke mir gegenüber sehr oft und durchaus zutreffend mit dem Kunststück des Herrn Baron v. Münchhausen verglich, der sich, als er in einen Sumpf gerathen war, mit seinen Händen am Schopf fasste und aus dem Sumpf herauszog.

Nun hat aber Weber den Versuch nicht so angestellt, wie man es nach seiner obigen Auseinandersetzung wohl erwartet hätte, indem er den Körper der Versuchsperson einfach mit Lasten beschwerte (er konnte sie z. B., wie dies Koster²⁾ gethan, auf ihre Schultern legen oder an ihren Hüften befestigen oder mit ihren Händen halten lassen), sondern er hat die Versuchsbedingungen ausserordentlich complicirt und ihre Uebersicht erschwert. Zwischen die Füße der Versuchsperson wurde nämlich ein einarmiger Hebel gebracht. Sein Drehpunkt lag vor der Versuchsperson, welche mit einem um die Lenden gelegten Gurt und einer von hier abwärtsgehenden Stange an den Hebel befestigt war.

1) Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. 3 Theil 2 S. 88. 1846.

2) Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. 1 Theil 1 S. 63.

Der nach hinten, d. h. hinter die Versuchsperson sich fortsetzende einarmige Hebel war mit einem Laufgewicht versehen. Wenn sich die Versuchsperson auf die Zehen hob, hob sie zugleich den an sie befestigten Hebel mit dem Laufgewicht in die Höhe.

Wenn ein derartiges System in dieser Haltung, d. h. bei von der Erde erhobenem Laufgewicht stehen bleiben und nicht umkippen soll, so müssen folgende Bedingungen erfüllt sein, die man sich am besten an einem einfachen Modell klar macht.

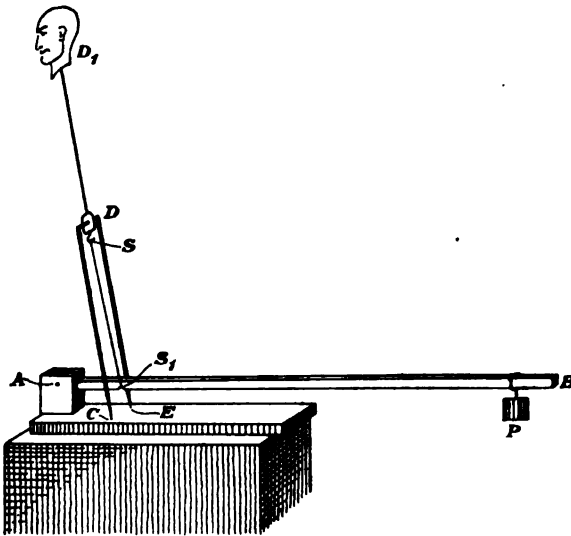


Fig. 2 a.

AB (S. Fig. 2 a und 2 b) ist ein einarmiger Hebel, welcher sich um die dem Grundbrett nahe gelegene Achse A dreht und in P ein Laufgewicht hat. Ueber dem Hebel steht, vergleichbar den beiden Schenkeln der Versuchsperson, die Gabel CDE , welche sich nach oben in den Stab DD_1 (den Oberkörper der Versuchsperson mit ihrem Kopfe aus Papier bei D_1) fortsetzt und nach unten mit der Schnur S an den Hebel AB in S_1 befestigt ist. Der Schwerpunkt von CDD_1E liegt in der Nähe von D . Die Stange DD_1 ist nach vorn und nach rückwärts um die zu CE parallele Achse bei D zu drehen und durch eine kleine Schraube festzustellen, so dass bei festem Stand der Gabel auf ihren Spitzen C und E der Schwerpunkt nach vor- oder rückwärts verlegt werden kann.

Stellt man sich im Kleinen die Weber'schen Verhältnisse her (Höhe von $CD_1 = 37,5$ cm, Gewicht von $CDD_1E = 30,0$ g, leichter Holzhebel $AB = 45$ cm, $AS_1 = 6$ cm, $P = 20,0$ g), so übersieht man leicht Folgendes. Wird die gerade, symmetrisch gebaute Gabel CDD_1E genau senkrecht gestellt, so bleibt sie selbstverständlich senkrecht stehen; der Faden SS_1 geht senkrecht zwischen den Schenkeln der Gabel nach abwärts. Legt man jetzt die Gabel nach A zu um, so bleibt sie aber auch stehen, und zwar in einer schrägen Stellung. Der

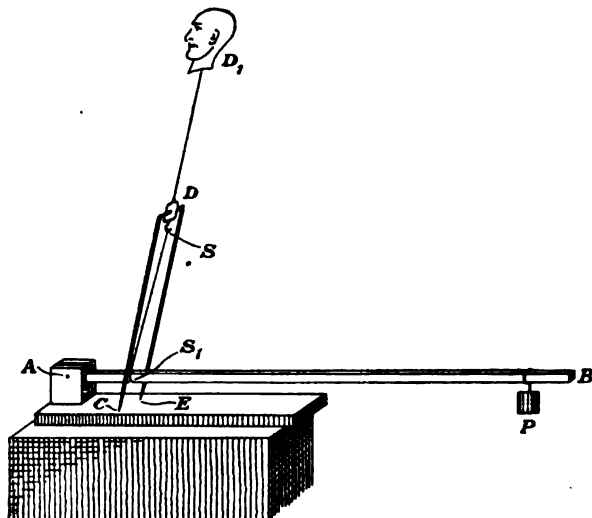


Fig. 2 b.

Faden SS_1 tritt nach rechts (nach B) zu aus der Gabel heraus. (S. Fig. 2 a.)

Legt man schliesslich die Gabel nach rechts (nach B) zu um, so bleibt sie auch in dieser Lage stehen; der Faden tritt nach A aus der Gabel heraus. (S. Fig. 2 b, die wie Fig. 2 a genau nach photographien gezeichnet sind.)

Im Allgemeinen hat also die gestreckte Gabel (n. b. bei einem gewissen Verhältniss des Gewichtes und der Gestalt der Gabel zu dem Gewicht P , welches in dem Weber'schen Versuch thatsächlich stattfindet) drei Gleichgewichtsstellungen, in denen das ganze System balancirt.

Dreht man DD_1 um die Achse bei D nach vorn oder nach hinten, so ist eine senkrechte Stellung der Gabel CDE unmöglich, wohl aber wieder zwei schräge Stellungen, in denen das System balancirt.

Wird schliesslich die gestreckte Gabel (CDD_1E eine Ebene) mit ihren Fusspunkten ein wenig nach vorn oder nach hinten verschoben, so kann natürlich wiederum die Gabel nicht senkrecht stehen bleiben, sondern nimmt wieder eine vordere und eine hintere Gleichgewichtslage mit dem ganzen System an.

Denken wir uns nun die Gabel mit ihrem Fortsatz DD_1 ersetzt durch die auf den Zehen aufrecht stehende Versuchsperson, so kann dieselbe, wenn ihre Unterstützungspunkte in den Fussballen mit S_1 in eine verticale Ebene fallen, in drei Lagen balanciren. Nur in einer Lage fällt die Schwerlinie der Person in die Unterstützungsfläche, in den beiden andern fällt sie vor oder hinter dieselbe, und, was das Wichtigste für uns ist, der Zug in der Schnur SS_1 , beziehungsweise der Druck in den Gabelschenkeln DC und DE , das ist in den Schenkeln der Versuchsperson, welche in den Fussgelenken gestreckt sind, ist verschieden.

Verändert nun weiter die Versuchsperson die Lage ihres Schwerpunktes durch Aenderung ihrer Gestalt (was das Gewöhnliche ist), indem sie sich im Fuss-, Knie- oder Hüftgelenk bewegt (Umlegen der Stange DD_1 nach vorn oder nach hinten), so treten wiederum neue Gleichgewichtslagen ein, und zwar mit jeder Aenderung des Schwerpunktes eine andere, mit selbstverständlich immer wieder anderen Spannungen in der Schnur SS_1 und Drücken in den gesteckten Schenkeln DC und DE .

Wir haben bis jetzt angenommen, die Schwerlinie der aufrechten Versuchsperson falle in die Unterstützungsfläche der Fussballen, also in die Linie CE . Findet dies aber nicht statt, sondern tritt die Versuchsperson ein wenig nach vorn oder hinten (das heisst werden die Fusspunkte der Gabel C und E , parallel mit der Linie CE ein wenig nach A oder nach B zu verschoben), so giebt es wiederum andere Gleichgewichtszustände, in denen das System balancirt, also gerade genug Fälle, um die Lösung der Aufgabe, nämlich die Spannung der Wadenmusculatur zu berechnen, bis in's Unendliche zu compliciren.

Weber hat in seinen Versuchen offenbar nur den einen Fall berücksichtigt oder berücksichtigen wollen, in welchem der Schwerpunkt senkrecht über CE , das heisst über den Fussballen der auf den Zehen stehenden Versuchsperson liegt. Ein Vorwärts- oder gar ein Hintenüberneigen der Versuchspersonen ist wohl nicht vorgekommen. Nun dann ist die Auswerthung des Versuches theoretisch sehr

einfach; es besteht eben Gleichgewicht, wenn die oben S. 4 entwickelte Beziehung zwischen Muskelspannung und gesammter in SS_1 wirkender Schwerkraft hergestellt ist.

Ich weiss nicht, ob irgend Jemand den Weber'schen Versuch in der Form, in welcher Weber ihn beschreibt, nachgemacht hat. Ich glaube es kaum. Ich habe allerdings mit etwas primitiven, aber doch ausreichenden Hilfsmitteln den Versuch nach den Angaben Weber's wiederholt und möchte, da er in der ursprünglichen Form für genaue Messungen wohl kaum zu verwenden ist, nur Folgendes darüber bemerken.

Wenn man wirklich dieselben gewaltigen Belastungen¹⁾ wie Weber anwendet, so bietet der Versuch zunächst gewisse technische Schwierigkeiten, da hierbei sehr leicht Zerrungen von Gurten und Verbiegungen von Stangen eintreten.

Eine weitere Schwierigkeit, beziehungsweise Ungenauigkeit liegt in der Festhaltung des Standortes und vor allen Dingen des Schwerpunktes; denn nur wenige Menschen können sich der ganzen Länge ihres Körpers nach so steif machen, wie die Clowns in den Circus. Jede Aenderung des Schwerpunktes aber hat eine andere Gleichgewichtsstellung und eine andere Spannung der Wadenmuskeln zur Folge, während, wenn ich frei auf den Zehen stehe, mein Schwerpunkt unweigerlich über den Ballen beziehungsweise über der Unterstützungsfläche liegen muss.

Verändert man den Standort der Versuchsperson, indem man sie näher an A oder an B herantreten lässt, so sieht man auf das Deutlichste Folgendes. Tritt die Versuchsperson, welche nach Weber das Gesicht nach A zu gewendet hat, wie die Figuren 2 a und b es andeuten (ich finde es zweckmässiger, wenn dieselbe sich dem zu hebenden Gewichte zuwendet), ein wenig vor, d. h. also auf A zu, so dass der Punkt S_1 über oder hinter dem Fussgelenk liegt, so lehnt sich die Versuchsperson in der Regel im Zehenstande weit vorn über, so dass ihre Schwerlinie vor ihre Fussballen fällt. Tritt sie dagegen zurück, so dass S_1 über oder vor die Zehen fällt, so steht sie kerzengerade auf den Zehen oder beugt sich auch ein wenig zurück. Ihr Schwerpunkt liegt hinter den Fussballen. Es sind vielleicht auch noch andere Gleichgewichtsstellungen möglich, die

1) Bei den meisten von meinen Versuchen war P nur 10 Kilo, $AP = 2,12$ m, und S_1 war in der Mitte von AP .

man aber aus Angst umzufallen nicht einnimmt. Bei jeder anderen Stellung aber hat der Strick SS_1 beziehungsweise die den Körper streckende Wadenmuskulatur eine andere Spannung. Sie ist, was man bei den verschiedenen Zehenständen auch ganz gut fühlt, am kleinsten, wenn SS_1 vertical steht.

Schliesslich möchte ich noch auf einen häufig begangenen Fehler aufmerksam machen. Wenn man irgend Jemand (und ich habe mit verschiedenen Personen experimentirt) die Aufgabe gibt, er solle an dem Weber'schen Hebel ein schweres (gerade noch gut zu erhebendes) Gewicht lüpfen, so wird er neunmal unter zehnmal vermittelst kleiner Schleuderungen nachzuhelfen suchen und dies um so eher, wenn nach einem kleinen Hub das Gewicht wieder zur Erde fällt. Es ist auch in der Weber'schen Arbeit nirgends gesagt, dass die auf den Zehen stehende Versuchsperson das Gewicht in ruhiger Haltung einige Zeit über dem Boden halten soll, sondern nur bemerkt, man solle „bei völlig gestreckten Knien mit aller Kraft, aber nur durch Streckung des Fussgelenkes“ den Balken heben.

Wie man also sieht, ist dieser Weber'sche Versuch keineswegs einfach und bietet nicht wenige theoretische, wie namentlich praktische Schwierigkeiten. Desshalb wurde er auch so lange trotz Henke's Einspruch missverstanden, bis meines Erachtens Fischer⁵⁾ als der Erste die mechanischen Verhältnisse beim freien Zehenstande in einfacher und einwandfreier Weise erörterte. Vorher hatte ich mich im Verein mit Feuerstein¹⁾, ferner hatte sich Bédard²⁾ und auch Ewald³⁾, ohne die zuletzt genannten Arbeiten zu kennen, mit der Angelegenheit beschäftigt. Diese drei Arbeiten gehen aber, was die theoretische Auffassung und Erklärung des ganzen Vorganges anlangt, meines Erachtens über die Henke'sche Arbeit kaum hinaus, ja sie lassen zum Teil die Thatsache ausser Acht, dass zur freien Erhebung auf die Zehen oder besser gesagt zum Stehen auf den Zehen der Schwerpunkt des Körpers durchaus über der Unterstützungsfläche liegen muss.

Schliesslich hat auch noch Hermann⁴⁾, aber unabhängig von Fischer⁵⁾ unsere Frage theoretisch und praktisch behandelt und

1) Pflüger's Archiv Bd. 43 S. 347. 1888.

2) Comptus rendus de la société de biologie p. 414. Paris 1892.

3) Pflüger's Archiv Bd. 59 S. 251. 1894.

4) Pflüger's Archiv Bd. 62 S. 603. 1896.

5) Siehe oben Anmerkung S. 1.

gelöst, theoretisch, indem er von der Erhebung auf die Zehen ausging, wenn unser Schwerpunkt nicht über den Fussballen liegt, sondern vor oder hinter denselben. Hierbei muss natürlich das Umfallen des Körpers durch Anlehnen an eine feste senkrechte Wand verhindert werden; praktisch, indem er diese Erhebungen ausführte und sie durch ein sinnreiches Modell erläuterte.

Indem ich zunächst von der Fischer'schen und Hermann'schen Arbeit absehe, möchte ich mir nur folgende Bemerkungen über die andern Arbeiten erlauben, zunächst über die Ewald'schen. Dass das Ewald'sche Modell¹⁾ nicht die freie Erhebung auf den Zehen nachahmt, weil sein Schwerpunkt nicht über der Unterstützungsfläche liegt und sich dasselbe gar nicht in die Höhe heben würde, wenn es nicht eine Zwangsführung hätte, gleich einem an eine senkrechte Wand gelehnten Menschen, ist Ewald keineswegs entgangen. Es scheint mir aber doch nöthig, dies noch einmal hier zu betonen, weil durch die Ewald'schen Betrachtungen unsere Frage zwar im Allgemeinen, aber nicht im Besonderen, im Einzelnen gelöst wird.

Auch der zweite Ewald'sche²⁾ Versuch, beziehungsweise folgende Auseinandersetzung von ihm lässt unter Anderem auch die Schwerpunktsfrage ausser Acht. Ewald sagt: „Liegt Jemand horizontal ausgestreckt (etwa im Bett) und drückt er mit den Zehen gegen eine verticale Wand (hintere Bettwand), so ist es einleuchtend, dass der Fuss als zweiarmiger Hebel wirkt, falls man sich die Wand nachgiebig und den Körper auf dem Bett unbeweglich denkt. Die Hebelwirkung kann nun unmöglich eine andere sein, wenn die Wand unnachgiebig ist und dafür der Körper auf dem Bett verschoben wird. Diese letztere Bewegung ist aber genau die gleiche, wie wenn man sich auf die Zehen erhebt.“

Der erstere Theil der Behauptung ist ja selbstverständlich durchaus richtig; wenn aber durch die Streckung im Fussgelenk der Körper verschoben wird, so wird mit ihm zugleich die Achse des zweiarmigen Hebels (des Fusses) verschoben, und die Hebelwirkung ist dann doch eine andere. Es handelt sich dann nicht mehr um einen einfachen zweiarmigen Hebel, sondern um complicirtere

1) Auch Bowditch hat, soweit ich mich erinnere, auf dem Berner internationalen Physiologen-Congress im Jahre 1895 ein ganz ähnliches Modell vorgewiesen; ob es irgend wo beschrieben ist, weiss ich nicht.

2) Pflüger's Archiv Bd. 64 S. 53. 1896.

Verhältnisse. Aehnlich sind ja beide Vorgänge und ungemein lehrreich ihre Vergleichung, aber sie zeigen doch wesentliche Verschiedenheiten, die man (wie ich glaube) nicht dadurch beseitigt, dass man den Begriff des Hebels erweitert.

Der zweite Ewald'sche Wippenversuch, in welchem eine auf dem Ende eines äquilibrirten Brettes stehende Person, die ihren Kopf gegen ein horizontales Widerlager anstemmt, durch Streckung der Fussgelenke das Ende des Brettes, auf welchem die Person steht, herabdrückt und das andere beschwerte Ende in die Höhe hebt, gleicht ganz und gar dem ersten Versuch im Bett mit beweglicher Wand. Selbstverständlich ist der Fuss hier ein zweiarmiger Hebel, dessen Drehpunkt (die Axe im Fussgelenk) aber weder verschoben noch gehoben wird, sondern im Raume stehen bleibt, was eben bei dem Erheben auf die Zehen nicht der Fall ist.

Wenn dann Ewald in seiner ersten Arbeit weiter hervorhebt, „der Irrthum Weber's und aller seiner Nachfolger wurde veranlasst durch das Uebersehen des Umstandes, dass sich die Wadenmuskulatur ja nicht um das Stück verkürzt, um welches sich ihr Ansatzpunkt von dem Fussboden entfernt“, was, wie ich hinzufüge, stattfinden müsste, wenn eben der Wadenmuskel ausserhalb des Körpers befestigt wäre, so hat diese Thatsache weder Henke, noch, wie ich glaube, auch Bédard übersehen. Auch mir war sie vollkommen klar und ist in der Feuerstein'schen Arbeit sehr bestimmt mit folgenden Worten ausgesprochen. Es zeigte sich, d. h. bei den Versuchen an dem Modell, „dass sich die Wadenmuskeln, um den Körper den ersten Centimeter in die Höhe zu heben, etwa um 5 mm verkürzen müssen. Für die nächsten beiden Centimeter Hub verkürzten sie sich je um 6, dann um 8 und schliesslich, um den Körper um den letzten der 5 cm zu erheben, um 9 mm.“ Im Ganzen also, wie ich hinzufüge, hebt sich das den Körper darstellende Modell um 5 cm, sein Wadenmuskel aber verkürzt sich um 3,4 cm. Diese Zahl ist aus unten angegebenen Gründen im Vergleich mit der wirklichen Verkürzung des Wadenmuskels zu gross, aber — worauf es ankommt — doch immer viel kleiner als fünf.

Es ist deshalb meines Erachtens nicht zutreffend, wenn Hermann in seiner oben citirten Arbeit sagt: „Nur hat Weber das Moment der Muskeln unrichtig berechnet, indem er übersehen hat, dass das obere Ende derselben sich um eben so viel hebt, wie das Fussgelenk. Diesen Irrthum erkannt zu haben, ist Ewald's

Verdienst.“ Meiner Meinung müsste der letzte Satz lauten: diesen Irrthum zuerst richtig erkannt zu haben, ist Henke's Verdienst.

Bédard hat wie Henke die Unterstützung des Schwerpunktes beim freien Zehenstande vollauf berücksichtigt und hierüber einige lehrreiche, auch von Hermann berücksichtigte Versuche angestellt. Zunächst hat er darauf hingewiesen, dass es unmöglich ist, sich (langsam) in die Höhe zu heben, wenn man sich mit der Brust an eine senkrechte Wand stellt, so dass die Fussspitzen und die Brust

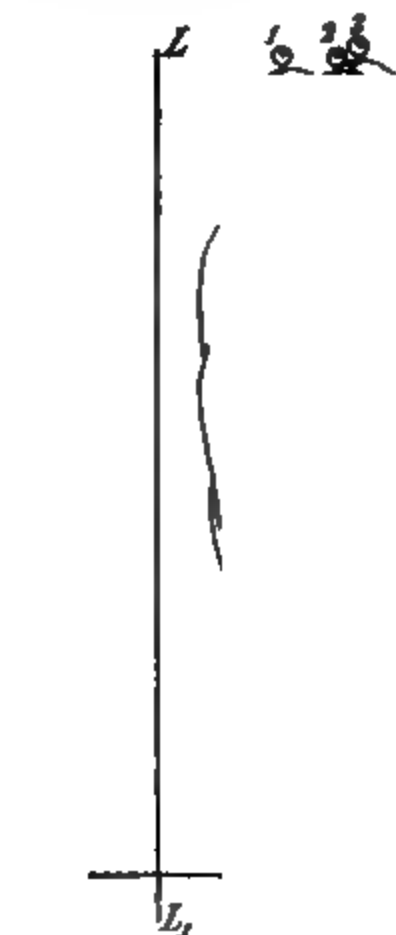


Fig. 3.



Fig. 4.

die Wand berühren, und dass eine bedeutende Verlegung des Schwerpunktes nach vorn (durch Verlängerung der Füße) ein entsprechend starkes Vornüberneigen beim Zehenstand nöthig macht.

Ich möchte gleich einige ähnliche von mir angestellte Versuche hier mittheilen. Wenn Fig. 3 drei über einander gezeichnete Stellungen einer Versuchsperson, 1. bei Stand mit Schwerpunkt über den Fersen (Fersenstand), 2. mit Schwerpunkt über den Fussballen (Ballenstand) und 3. bei höchstem Stand auf den Zehen, wiedergibt, so zeigen die Fig. 4 und 5 ähnliche Verhältnisse bei Verlagerung des Körperschwerpunktes nach vorn und nach hinten.

In Fig. 4 hält die Versuchsperson in den nach vorn ausgestreckten Armen je ein Gewicht von 3225 g. In 1 ist ihr Schwerpunkt über den Hacken, in 2 über den Ballen, in 3 steht sie in höchstem Zehenstande.

Fig. 5 zeigt schliesslich dieselben Stände bei stark nach rückwärts verlegtem Schwerpunkt. Auf dem Rücken der Versuchsperson ist ein 188 cm langer Stab befestigt, an dessen Ende ein Gewicht von 2 kg hängt. (In der Figur ist der Stab zu kurz gezeichnet.)

Es wurden also von der sonst feststehenden Versuchsperson in den drei genannten Stellungen photographische Aufnahmen auf dieselbe Platte gemacht. Damit die verschiedenen Stellungen deutlich hervortraten, trug die Versuchsperson auf dem Kopf eine glänzende Kugel und von oben bis unten in nebenbezeichneter Weise ein schmales weisses Band, welches an mehreren Stellen des Oberkörpers, sowie oberhalb und unterhalb des Knie- und Fussgelenkes und am Fuss befestigt war.

Man übersieht leicht, indem man in den Fig. 3, 4 und 5 die Fersenstellungen Nr. 1 mit den Lothen LL , vergleicht, wie in Fig. 3 beim gewöhnlichen Zehenstand sich der

Oberkörper weit vorlegt wesentlich durch Drehung im Fussgelenk, um den Schwerpunkt über die Fussballen zu bringen. Die weitere Vorwärtsbewegung mit gleichzeitiger Erhebung auf die Zehen beschreibt einen viel kleineren Winkel.

Ganz anders verfahren wir, wenn wir die beschwerten Arme nach vorn ausstrecken. Zunächst liegt bei Stand 1 (Schwerpunkt über den Hacken) unser ganzer Körper viel weiter zurück (vergl. die Linien 1 in Fig. 3 und Fig. 4). Wird aber jetzt der Schwerpunkt über die Ballen verlegt, so beugen wir das Fussgelenk weniger (der Wadenmuskel wird also nicht so stark gespannt), dagegen jetzt das Kniegelenk; wir „drücken die Knie durch“. Der Hub nach

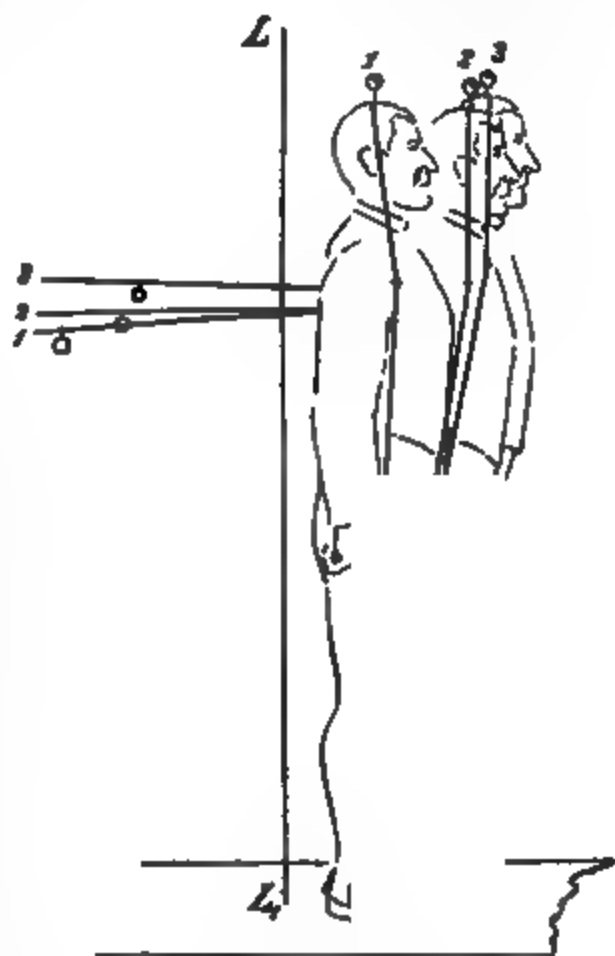


Fig. 5.

oben erfolgt etwas steiler mit gleichzeitiger Geradstreckung des Schenkels im Knie.

Haben wir schliesslich unsern Schwerpunkt nach hinten verlegt, so gelten ähnliche Verhältnisse. Schon die Anfangsstellung 1 zeigt, dass der Oberkörper in den Knien sich ein wenig vorn überlegt, um das dann noch mehr zu thun, wenn der Schwerpunkt über die Fussballen verlegt wird. Im Fussgelenk ist die Beugung sehr gering, vielfach gar nicht nachzuweisen.

Ich habe diese Thatsache regelmässig bemerkt, und immer beobachtet, dass, wenn wir den Oberkörper in irgend einer Weise, am einfachsten z. B. durch ein schweres Tornister belasten, wir dann wesentlich im Kniegelenk balanciren. Es ist dies auch leicht verständlich, weil bei der jetzt hohen Lage des Schwerpunktes schon geringe Neigungen einen grossen Ausschlag geben. Würden wir also unsern ganzen abgesteiften und derart beschwerten Körper lediglich in den Fussgelenken um einen Winkel von 5° nach vorn drehen, so rückte der Schwerpunkt schon bedeutend nach vorn. Machen wir aber bei natürlich feststehendem Fussgelenk dieselbe Drehung im Kniegelenk, so wird er lange nicht so weit nach vorn geschoben. Das heisst, das Balanciren ist uns viel leichter; denn Bewegungen um viel grössere Winkel verschieben den Schwerpunkt verhältnissmässig wenig und bringen ihn nicht so bald über die Unterstützungsfläche hinaus.

Auch findet man hier mannigfache individuelle Schwankungen. Die Thatsache aber habe ich regelmässig bestätigt gefunden, dass bei schwierigeren Balancirungen nicht bloss das Fussgelenk, sondern sehr wesentlich auch das Kniegelenk herbeigezogen wird.

Man kann sich nun schliesslich auch auf die Zehen stellen oder besser gesagt auf den Zehen stehen, wenn man sich im Fussgelenk gar nicht bewegt. Das ist aber recht schwierig und kann nur dann einigermaßen befriedigend ausgeführt werden, wenn man sich das Fussgelenk fixirt.

Lehnt man sich dann weit nach vorn oder (da man hierbei leicht das Gleichgewicht verliert) lässt man sich von einer zweiten Person ein wenig heben und nach vorn überneigen, so kann man natürlich, wenn auch sehr schwierig, auf den Zehen stehen. Man kann sich aber, wenn man Schleuderungen seines Körpers vermeidet, niemals auf diese Weise selbst auf die Zehen erheben.

In ganz der gleichen Lage müssen sich meines Erachtens die Ballettänzerinnen befinden, über die ich zwar keine speciellen Er-

fahrungen habe, die aber doch, wie man in jedem Ballet sehen kann, sich viel höher auf die Zehen erheben als die übrigen Sterblichen. Sie können dies, wie ich glaube, nur durch Schleuderung ihres Körpers, nie langsam thun; denn dazu fehlen uns allen, auch ihnen, die nöthigen Muskeln.

Hat man bei festen Fussgelenken durch Vornüberbeugen des Oberkörpers den Schwerpunkt über die Fussballen gebracht, so ist es klar, dass durch einen geringen Stoss oder eine geringe Bewegung nach vorn ein Vornüberfallen stattfindet. Hierbei löst sich die Ferse vom Boden ab. Es findet aber keine Erhebung, sondern eine Senkung des Schwerpunktes statt.

Ich erwähne diesen Punkt desshalb, weil Hermann in seiner Arbeit sagt, „wird der Schwerpunkt über *C* (d. h. über die Fussballen) vorgeschoben, so ist, wie schon Henke erkannte, keine Kraft zur Ablösung der Ferse erforderlich.“ In dieser Form ist der Satz unzweifelhaft richtig; d. h. also, wenn Jemand eben diese Haltung eingenommen hat, so genügt bei abgesteiftem Körper ein geringer Anstoss von hinten, und der Betreffende fällt, indem sich die Ferse vom Boden abhebt, auf die Nase. Der Satz wird aber falsch, wenn man unter Ablösung der Ferse das versteht, was man bei allen diesen Versuchen bisher verstanden hat, nämlich eine Ablösung der Ferse nicht mit Senkung, sondern mit Erhebung des Schwerpunktes. Diese ist ja beim freien Zehenstande überhaupt nur möglich, wenn eben der Schwerpunkt die oben bezeichnete Lage hat, und natürlich brauche ich dazu die Kraft des Wadenmuskels.

Ich gehe zu der weiteren interessanten Frage über: Ist es möglich, sich frei stehend auf die Zehen zu erheben, wenn der Schwerpunkt des Körpers während des Hubes nicht unterstützt ist, also etwa über dem Fussgelenk liegt?

Wenn man sich mit der Brust an eine senkrechte Wand, z. B. an einen Thürpfosten stellt, so dass Brust und Zehenspitzen den Pfosten berühren, so trifft die Schwerlinie weit hinter die Fussballen, und es ist dann, worauf Bédard und Hermann mit Recht aufmerksam machen, einer so dastehenden Person vollkommen unmöglich, sich auf die Zehen zu erheben; ich füge hinzu, langsam auf die Zehen zu erheben oder gar auf den Zehen stehen zu bleiben. (Nebenbei bemerkt gelingt diese Erhebung oder der Zehenstand sofort, wenn man die etwa mit ein paar Hanteln beschwerten Arme

weit nach vorn horizontal ausstreckt, aber sonst in der Brustwandstellung verharret.) In Wirklichkeit aber wird es Niemandem in dieser Stellung schwer fallen, sich thatsächlich mit den Fersen vom Fussboden abzuheben, besser gesagt, sich in die Höhe zu schnellen, um sofort wieder herabzufallen. Wie ist nun eine derartige Erhebung möglich?

Hermann sagt: „Ein System, welches eine Drehachse hat (hier die *Capitula metatarsi*), und dessen Schwerpunkt nicht über der Drehachse liegt, aber unterstützt ist (hier durch die Fersen), kann unmöglich durch eigene Kräfte sich resp. seinen Schwerpunkt auch nur im geringsten aus seiner Lage erheben.“ Ich möchte hinzufügen, langsam erheben, so dass es in den verschiedenen Stellungen stehen bleiben kann; denn so ist der Satz gemeint. Sobald nämlich gewissen Theilen des Systems Geschwindigkeiten ertheilt werden, kann selbstverständlich auch unter obigen Bedingungen Erhebung des ganzen Systems stattfinden, wie ich leicht an meinem Fussmodell zeigen kann. Denkt man sich beispielsweise an dem Stabe *BE* in Fig. 14 a auf S. 636 ein durch eine Feder niedergehaltenes Gewicht, welches durch Lösung der Feder an dem Stabe in die Höhe fährt und oben, etwa an dem das Gewicht *P*, tragenden Querstab, anschlägt, so hebt sich natürlich das ganze System, trotzdem die obigen Bedingungen bestehen, hoch in die Höhe.

Dieser Mechanismus wird denn in der That von den meisten Leuten benutzt, die sich in „Brustwandstellung“ auf die Zehen erheben. Sie ertheilen entweder ihrem ganzen Körper oder Theilen desselben, z. B. dem Schultergürtel, Geschwindigkeiten, wodurch entweder der ganze Körper gehoben oder durch die an ihm befestigten, in Geschwindigkeit versetzten Massen in die Höhe gerissen wird.

Bleiben wir zunächst bei diesem durch den Versuch am Modell erläuterten Mechanismus stehen, so kann man ihn, wie gesagt, sehr häufig bei Leuten beobachten, die in Brustwandstellung sich emporschnellen und dadurch die Fersen auf kurze Zeit vom Fussboden abheben.

Die Photographie einer derartigen Bewegung lehrt uns Folgendes: Werden an der dunklen, vor einer senkrechten Bretterwand *W* (s. Fig. 6) stehenden Versuchsperson wieder helle Merkzeichen angebracht, so geben die auf- und absteigenden Linien den Verlauf und je nach ihrer Helligkeit auch die ungefähre Geschwindigkeit der Bewegung eben dieser Merkzeichen an.

Bei einer grossen Menge von derartigen Aufnahmen, namentlich wenn man der Versuchsperson einprägt, mit steifen, durchgedrückten Knien dazustehen und vor dem Lüpfen der Fersen weder Knie noch Fussgelenk zu beugen, sieht man Vorgänge, wie sie etwa in Fig. 6 wiedergegeben sind. Die Bewegungen der Brust und der Arme sind viel ausgiebiger als die Bewegungen der andern Punkte des Körpers. Man hat auch ganz deutlich das Gefühl, vor dem Sprung ein wenig den Schultergürtel zu senken und ihn während des Sprunges in die Höhe zu schleudern. Diese nach oben in Bewegung gesetzten Massen reissen den ganzen Körper, an dem sie ja befestigt sind, in die Höhe, und heben die Fersen vom Boden ab. Ganz das Gleiche kann man auch beobachten, wenn man die leeren oder mit ein paar Hanteln beschwerten Arme möglichst kräftig senkrecht emporstösst. Am Ende des Stosses verlassen die Fersen ein wenig den Boden.

So könnte sich auch ein Jeder von uns, nicht bloss Münchhausen, ein wenig aus einem Sumpfe herausheben, wenn er seine Arme schnell emporrisse und ihre Bewegung durch die Haare seinem ganzen Körper mittheilte. Natürlich würde er sofort wieder in den Sumpf versinken.

Bei dieser Erhebung auf die Zehen sind die Wadenmuskeln, wie man sieht, recht unschuldig. Aber auch mit ihrer Hülfe kann man sich in Brustwandstellung in die Höhe schnellen, und zwar im Wesentlichen auf zweierlei Art, die man sich wiederum sehr gut an meinem Modell klar machen kann. Wird dasselbe ohne jede Führung so gestellt, dass die Tibia senkrecht oder nach vorn geneigt steht, der Wadenmuskel eingespannt und das Hintenüberkippen durch einen Faden T auf der vorderen Seite des Fussgelenks verhindert, so schnellt es hoch in die Höhe, sobald man den Faden mit einer Scheere durchschneidet. Hierbei fährt die Tibia, wenn sie weit genug nach vorn gelehnt war, entweder senkrecht in die Höhe oder wenn

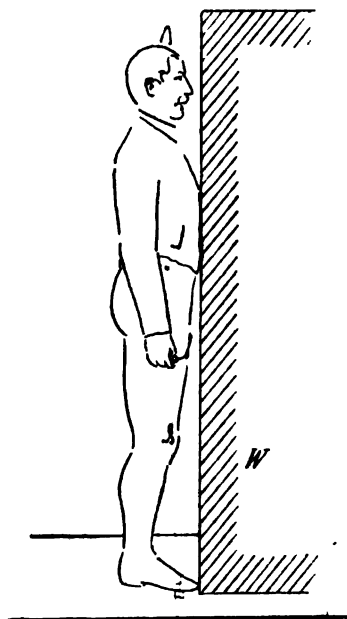


Fig. 6.

sie schon vorher senkrecht stand, zu gleicher Zeit nach hinten. In beiden Fällen hebt sich die Ferse von der Unterlage ab.

Beiderlei Erhebungen können wir auch an Leuten in Brustwandstellung bemerken. Entweder nämlich geht die Versuchsperson — und das thun die Meisten instinctiv, ohne es zu wissen oder zu bemerken — ein wenig in Beugstellung im Fuss- und Kniegelenk und streckt dann beide Gelenke gewaltsam und schnell. Man kann sich auf diese Weise ganz vom Boden abschnellen. Ist die Streckung

keine so kraftvolle, so heben sich doch wenigstens die Fersen vom Fussboden ab und sinken unmittelbar darauf wieder auf dieselbe Stelle des Fussbodens herab. Dann erhält man Bilder, die von denen in Fig. 6 nicht wesentlich verschieden sind; denn auch bei dem in die Höhe Schnellen vermittelt der Beinmuskulatur hilft man mit der Schleuderung des Schultergürtels nach.

Hierbei hat der Körper einen nahezu senkrechten Stoss nach oben erhalten. Ist der Stoss aber mehr nach hinten gerichtet, so fallen wir sofort (wie oben das Modell) nach rückwärts. Diese Erhebung wird deshalb von den wenigsten Personen ausgeführt. Man muss sie sich geradezu einüben, weil man

Fig. 7.

eine Scheu hat, sich nach hinten überzuwerfen. Fig. 7 zeigt die hierbei stattfindenden Verschiebungen von 6 Merkzeichen und die Anfangs- und Endstellung der Versuchsperson; am Unterschenkel auch eine punktirte Zwischenstellung. Eine zweite Person hält natürlich die hintenüberstürzende im Falle auf.

Streng genommen gehören alle diese Versuche nicht in unser Thema vom Zehenstande, und sie sind in ihrer genauen mechanischen Zergliederung gewiss recht schwierig. Ich habe es aber doch für zweckmässig gehalten, sie hier in der Hauptsache zu beschreiben, weil sie immer wieder, wenn von dem Weber'schen Versuch und dem Zehenstande beziehungsweise der langsamen Erhebung auf

die Zehen die Rede ist, aus dem sehr einfachen Grunde mit erwähnt werden, weil man sich eben auch durch Schnellen auf die Zehen erheben kann. So hat auch kürzlich R. du Bois-Reymond¹⁾ diese verschiedenen Erhebungen, zum Theil an Anschauungen von Gad anknüpfend, kurz besprochen und neben einander gestellt. Es wird aber gut sein, hier noch einmal zu betonen, dass es sich in unserem Falle des Zehenstandes um Gleichgewichtsstellungen handelt und jede rasche Bewegung ganz und gar auszuschliessen ist. Sie vereinfacht nicht, sondern verwickelt die zu untersuchenden Vorgänge in kaum zu übersehender Weise.

Erheben wir uns nun aber langsam auf die Zehen, so sind die hierbei stattfindenden Vorgänge im Einzelnen folgende. Zunächst findet, den ganzen Körper als steif gedacht, ein Balanciren zwischen Beugern und Streckern des Fusses statt. Ich glaube kaum, dass Jemand auf den Zehen stehen könnte, dem man die auf der Vorderseite des Unterschenkels liegenden, der Wadenmuskulatur entgegenwirkenden Muskeln, etwa den *Tibialis anticus*, durchschnitten hätte. Dass er sich nur auf die Zehen erheben kann, nachdem wesentlich eben diese Muskeln den Körperschwerpunkt nach vorn verlegt und so gewissermaassen dem Wadenmuskel erst sein Futter vorgeschnitten haben, ist schon mehrfach betont worden.

Die hier in Betracht kommenden Muskeln, welche sich an der Bewegung des Fusses im Fussgelenk betheiligen, sind nach den sorgfältigen Untersuchungen von R. Fick²⁾ die folgenden. Die wesentlichen Strecker sind selbstverständlich *Soleus* und *Gastrocnemius*, dann, aber schon ausserordentlich viel weniger wirksam, *Flexor hallucis longus*, *Peroneus long.*, *Tibialis posticus*, *Flexor digitorum comm. long.* und *Peroneus brevis*. Ihnen stehen die an Masse und Kraft viel geringeren Beuger entgegen, und zwar in erster Linie der *Tibialis anticus*, dann, aber zusammen viel schwächer wirkend als dieser, *Extensor digitor. commun. long.*, *Extensor halluc. long.* und *Peroneus tertius*. Alle Strecker zusammen genommen mögen etwa fünf Mal so viel leisten können als alle Beuger.

1) Archiv für (Anat. u.) Physiol. 1895 S. 276.

2) Ueber die Arbeitsleistung der auf die Fussgelenke wirkenden Muskeln. Habilitationsschr. Würzburg 1887.

Die langsame Erhebung auf die Zehen erfolgt nun, wie schon oben angedeutet, gewöhnlich in der Weise, dass sich, „Fersenstand“ (d. i. Schwerpunkt des Körpers über den Fersen) vorausgesetzt, der abgesteifte Körper in den Fussgelenken weit vornüber neigt, bis der Schwerpunkt über den Fussballen liegt. Hierdurch werden die Wadenmuskeln gedehnt und vielleicht zugleich auch activ stärker gespannt.

Hierauf hebt sich der ganze Körper in einer nahezu S-förmigen Linie in die Höhe, die in der Regel (s. Fig. 9) in der Tibia am steilsten¹⁾ ist und nach oben zu immer flacher wird.

Gute Vorstellungen hiervon geben wiederum photographische Aufnahmen des Vorganges, die ich in reichem Maasse von verschiedenen Personen gemacht habe.

Fig. 8 zeigt eine derartige Aufnahme. Die in dunkles Tricot gekleidete und vor einer dunklen Wand stehende Person trug an verschiedenen Theilen ihres Körpers, die aus der Figur ersichtlich sind, weisse Punkte von 4—5 mm Durchmesser.

Der erste Stand der Person, der „Fersenstand“, ist durch die mit 1 bezeichneten Punkte markirt; von 1 zu 2 erfolgt die Vorwärtsbewegung, die in den „Ballenstand 2“ (Schwerpunkt über den Fussballen) übergeht. Von 2 zu 3 erhebt sich der Körper zum

„Zehenstand 3“. Es ist auf das Deutlichste zu sehen, in welcher Weise die verschiedenen Theile des Körpers in die Höhe steigen.

Ich beginne bei dem Fuss, insonderheit beim Fussgelenk, dessen Achse sich in einem nach vorn convexen Bogen, auf den ich später

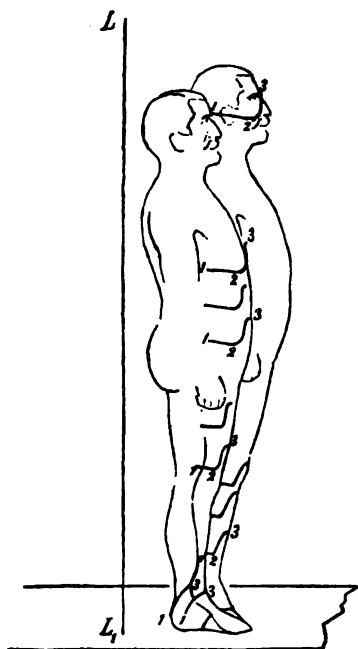


Fig. 8.

1) Dieses S-förmige Ansteigen der Tibia habe ich zuerst mit Feuerstein durch Verfolgung des Schattens der Tibia bestimmt. (Siehe S. 352 genannter Arbeit.)

noch genauer zu sprechen komme, in die Höhe hebt. Anders erhebt sich die Tibia, wie man am besten aus der Linie ansehen kann, welche ein Punkt der Crista Tibiae etwa 4 cm unter dem Ansatz des Quadriceps beschreibt. Zunächst steigt dieser Punkt in der Regel um ein Bedeutendes höher an als die Fussgelenksachse. Das ist nur dadurch möglich, dass sich die bei Beginn des Hubes schief stehende Tibia während des Hubes ihrer senkrechten Stellung nähert. Hierdurch werden die oberen Abschnitte der Tibia mehr gehoben als die unteren. Oft ist dieser Unterschied in der Hebung der unteren und oberen Tibiaabschnitte noch viel bedeutender als im vorstehenden Falle.

Selten tritt der entgegengesetzte Fall ein, dass die oberen Abschnitte der Tibia sich weniger heben als die unteren. Es ist dies dann zu beobachten, wenn die senkrecht (oder nahezu senkrecht) stehende Tibia beim Hube in eine schrägere Stellung übergeht; dann hebt sich das Fussgelenk mehr als das Kniegelenk.

Nur wenig ist noch über die andern, höher gelegenen Punkte des Körpers zu sagen. Sie bewegen sich in nahezu ähnlichen, aber bei gut abgesteiftem Körper natürlich in länger gestreckten Curven nach oben. Ist der Körper nicht genügend abgesteift (wie in Fig. 8), so kommt es sehr häufig vor, dass die höchsten Körperabschnitte, wie der Kopf, sich nicht bloss senkrecht in die Höhe, sondern sogar ein wenig nach rückwärts bewegen und ihr Anstieg nicht nach vorn und oben, sondern nach hinten und oben erfolgt. Ich habe diese Erhebung mehr bei beleibten Personen gefunden, während schlanke ihren Körper besser abgesteift halten können, ohne mit ihrem Schwerpunkt zu weit nach vorn zu kommen. Fig. 8 zeigt die Erhebung auf die Zehen bei einer beleibten, Fig. 9 bei einer sehr schlanken Person. Zugleich ist auch hier der Rückgang nach unten verzeichnet, der nie auf demselben Wege wie der Aufgang nach oben erfolgt. Je schneller man sich in die Höhe erhebt, um so steiler pflegen alle Curven zu sein.

Um nun die Bewegungen des Unterschenkels und des Fusses noch genauer zu verfolgen, wurden grössere Aufnahmen von dem Unterschenkel allein gemacht, nachdem man an demselben wiederum kleine weisse Merkzeichen¹⁾ angebracht hatte. Der blosse

1) Am bequemsten ist hierzu weisses, gut gummiertes Papier zu verwenden, welches man zweckmässig zurecht schneidet und zurecht biegt.

Unterschenkel war entweder geschwärzt oder mit einem eng anliegenden schwarzen Strumpf bekleidet.

Die Erhebungen der Tibia vollziehen sich (s. Fig. 10) in nahezu S-förmiger Gestalt, indem die Tibia selbst sich mehr und mehr hierbei aufrichtet. Wenn man die entsprechenden Punkte 5 (Achse des Fussgelenks) mit V (oberer Tibiapunkt) verbindet, so sieht man, dass die Tibia im Zehenstand (5, V₁) der Senkrechten näher ist als im Ballenstand (5 V), wobei zu bemerken, dass die punktierten Linien 5 V, beziehungsweise 5, V, nicht nothwendig die mittlere Richtung der Tibia zu bezeichnen brauchen.

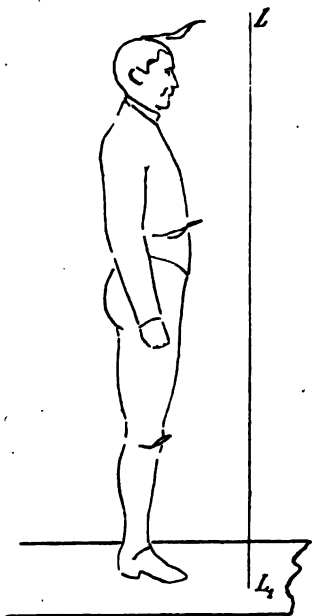


Fig. 9.

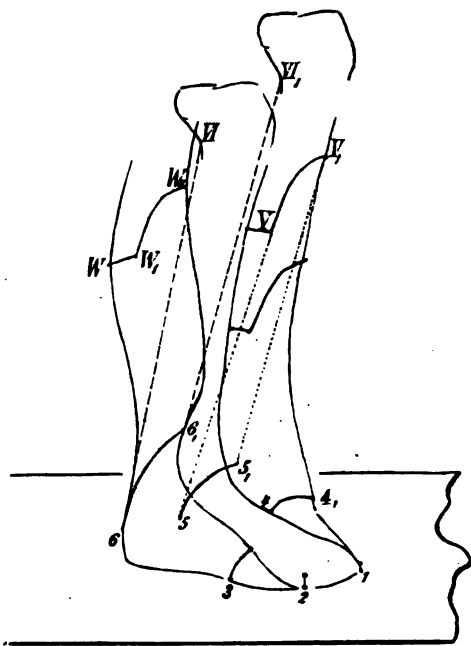


Fig. 10.

Sehr lehrreich ist nun aber die Bewegung des Wadenmuskels. Ausnahmslos, ob der Unterschenkel der Versuchsperson bekleidet oder nackt war, bewegt sich der vorspringendste Theil der Wade ganz anders als die Tibia. Die mittleren Richtungen und Längen des Wadenmuskels einschliesslich seiner Sehne seien etwa bezeichnet durch die Linien 6 VI (6 = Ansatz der Achillessehne, VI = fleischiger Ansatz des Muskels an der Tibia) und 6, VI. Diese Verkürzung beträgt hiernach etwa 6—8% von seiner Länge im Ballenstand. Die

betreffenden Längen sind nahezu 51 beziehungsweise 47 mm. Wie man sieht, steigt Punkt *W* beim Vornüberneigen in die Höhe, während die entsprechenden Tibiapunkte sich senken. Der Wadenmuskel wird also durch das Vornüberbeugen im Fussgelenk nach oben bewegt. Es ist dies der einfache Ausdruck der Drehung um Punkt *5*; um eine Verschiebung der Haut handelt es sich hierbei nicht. Von *W*, an zieht er sich zusammen und dem zu Folge ist die Entfernung von *W*, bis *W*„ kleiner als die von *V* bis *V*„. Der Wadenmuskel, genau genommen sein Punkt *W*„ rückt also während der Erhebung auf die Zehen bei seiner Zusammenziehung (verhältnissmässig) herunter. (Siehe auch Fig. 12.)

Die Photographie, in dieser Weise¹⁾ angewendet, bietet also ein einfaches und vortreffliches Mittel, um uns über ganz geringfügige, sonst kaum sichtbare Gestalt- und Lageveränderungen unseres Körpers oder bestimmter Theile desselben genaue Auskunft zu geben.

So zeigt uns dieselbe Methode auch auf's Genaueste die Bewegungen des Fusses. Auf dem schwarz angemalten oder schwarz bekleideten Fuss befanden sich folgende kleine weisse Merkzeichen (s. Fig. 10): 1. vorn an der grossen Zehe, 2. auf der kleinen Zehe, 3. am Anfang des fünften Metacarpalknochens, 4. auf der Mitte des Fussrückens, 5. nahe dem Capitulum fibulae, möglichst genau auf dem Ende der Fussgelenkachse, und 6. am Ansatz der Achillessehne.

Sehr lehrreich sind nun unter andern die Bewegungen der Punkte 4, 5 und 6. Zunächst sieht man ohne Weiteres, dass die drei nach vorn hohlen Bogen 4 4,, 5 5, und 6 6, keineswegs concentrischen Kreisen angehören, indem die aus den Mitten ihrer Sehnen errichteten Senkrechten weit davon entfernt sind, sich in einem Punkte zu schneiden. Auch wenn man einzelne zusammengehörige längere Abschnitte der Bogen, welche die Photographie (nicht die Zeichnung) deutlich sichtbar macht, in gleicher Weise behandelt, so treffen die errichteten Senkrechten sich nicht in einem Punkte, sondern beweisen vielmehr durch ihre Lage, dass bei der Erhebung auf die Zehen nicht eine Drehung um eine feste Achse, etwa um

1) Würde man nur einfache Momentaufnahmen machen, so könnte man die Bewegung aller dieser einzelnen Punkte kaum herausfinden. Die unendlich viel complicirtere Methode von Braune und Fischer (Sächs. Akad. Ber., mathem. physikal. Klasse Bd. 21 Nr. 4, 1895), zweckmässig modificiert, würde aber voraussichtlich gute Ergebnisse liefern. Merkzeichen, die ja auch schon Marey in seinen berühmten Untersuchungen verwendete, sind nothwendig.

diejenige der *Capitula metatarsi*, stattfindet, sondern dass der vordere Theil des Fusses sich abwickelt, so wie auch beim gewöhnlichen Gang der ganze Fuss sich abwickelt. Vergleichbar der Bewegung eines nach vorn sich bewegenden Wiegenpferdes kommt auch hier ein immer mehr nach vorn gelegener Punkt beziehungsweise Abschnitt des Fusses in innige und feste Berührung mit dem stützenden Fussboden.

Dies kann man auch ungefähr, wenn man sich barfuss oder nur mit Strümpfen bekleidet, auf die Zehen erhebt, an sich fühlen. Man hat aber keine genaue Empfindung darüber, innerhalb welcher Grenzen der Wechsel in der Unterstützungsfläche stattfindet. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung genaue Aufzeichnungen der den

Körper tragenden Fusspartieen, die man etwa gewinnt, indem man sich mit blossen Füßen auf einen berussten Bogen stellt.



Fig. 11.

Ich habe diese Versuche (meistens an mir) folgendermaassen ausgeführt. Ueber dem auf der Erde liegenden Papierbogen hält sich zunächst die Versuchsperson schwebend an einem Reck oder einer ähnlichen Vorrichtung. Ein Assistent setzt ihr die Fussspitzen auf den Bogen und nun nimmt die Person entweder einen hohen oder einen tiefen Zehenstand auf dem Papier ein. Dann zieht sie sich wieder an dem Reck in die Höhe und verlässt mit den Füßen das Papier.

Fig. 11 zeigt eine Reihe derartiger Fussabdrücke von mir: 1. in gewöhnlicher, militärischer Stellung, sowie 2. in niederem und 3. in hohem Zehenstand. Ich war erstaunt, zu sehen, wie bedeutend die Grösse der Unterstützungsflächen bei den verschiedenen Zehenständen wechselt, und wie weit sie zugleich von hinten nach vorn rückt.

Man kann nun dieses Abwickeln der vorderen Fussabschnitte sehr leicht dadurch verhindern, dass man sich mit dem Ballen auf eine horizontale, dreiseitige Kante stellt und auf dieser stehend sich in die Höhe erhebt. Jetzt beschreiben die vorhin bezeichneten Punkte (4, 5 und 6) in der That nahezu concentrische Kreisbogen, wie die nebenstehende Figur 12 zeigt. Die Senkrechten auf den Mitten ihrer Sehnen errichtet, schneiden sich nahezu in einem Punkte, der allerdings etwas tiefer zu liegen scheint als die obere Kante des drei-

eckigen Klotzes *K*. Kleine Abwickelungen kommen eben auch hier vor. Sonst sind nennenswerthe Verschiedenheiten in der Bewegung der anderweitigen Punkte des Körpers bei diesem Zehenstand gegenüber dem gewöhnlichen nicht zu beobachten.

Während bei dem Zehenstand auf dem dreieckigen Klotz der Schwerpunkt unseres Körpers in einer Senkrechten in die Höhe

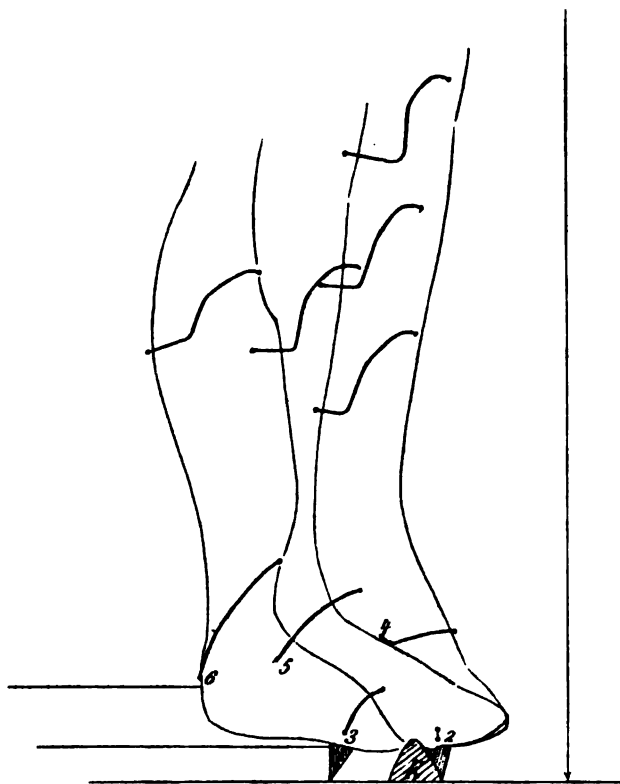


Fig. 12.

steigen muss, ist dies natürlich nicht nothwendig, wenn unsere Füße beim Abrollen von einer Ebene stets in grösserer Fläche den Fussboden berühren, und es entsteht die Frage, welche Bahn beschreibt unser Schwerpunkt bei der gewöhnlichen Erhebung auf die Zehen? Wird er auch senkrecht nach oben geführt, oder bewegt er sich hierbei zugleich nach vorn oder nach hinten? Letzteres ist auszuschliessen; denn da stets mehr nach vorn gelegene Partien des Fusses den Körper unterstützen, so kann der Schwerpunkt zwar von vorn herein

über diesen vorderen Partien liegen und dort liegen bleiben, aber natürlich nicht nach hinten wandern, weil er eben dann nicht unterstützt würde (vgl. Fig. 11). Wären die Fussballen fest wie die Kufen eines Wiegenpferdes, so dass die Füße immer nur in einem Punkte beziehungsweise in einer in der horizontalen Unterstützungsfläche gelegenen queren geraden Linie, die aber immer weiter nach vorn rückt, den Fussboden berührten, so müsste selbstverständlich der Schwerpunkt in gleichem Maasse immer mehr nach vorn wandern. Da aber diese Bedingungen nicht zutreffen, so können wir von vornherein über eine etwaige Wanderung des Schwerpunktes beim Erheben auf die Zehen nichts aussagen.

Um über diese Frage in's Klare zu kommen, habe ich folgende Versuche angestellt. Die Versuchsperson trat, wie oben beschrieben, mit blossen Füßen auf einen Klumpen feuchten Lehm, dessen Ober-

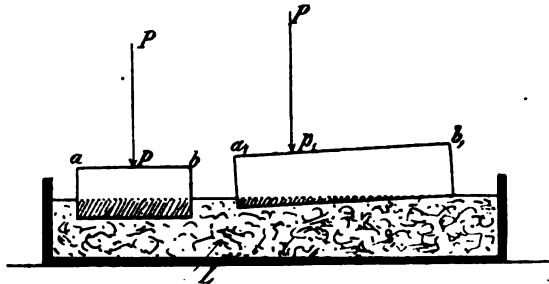


Fig. 13.

fläche horizontal gestrichen war, indem sie einmal tiefen, das andere Mal hohen Zehenstand einnahm, und versank dabei natürlich verschieden tief und in verschiedener Art in den Lehm. War die Unterstützungsfläche eine grosse, wie bei niedrigem Zehenstand (vgl. Fig. 11) oder gar bei Stand auf den ganzen Füßen, so waren die Fussspuren flach (0,5—1,5 cm tief), bei hohem Zehenstand dagegen entsprechend der kleineren Unterstützungsfläche natürlich tiefer (etwa 2 cm). Wo lag nun aber der Schwerpunkt in dem einen und in dem andern Falle?

Hierüber giebt folgender Versuch Aufschluss. Legt man auf den Lehm (L in Fig. 13) ein vierkantiges Klötzchen ab , welches von oben her in seiner Mitte durch eine Last P in den Lehm gedrückt wird, so bewegt es sich, parallel mit sich selbst verschiebend, in den Lehm. Legt man dagegen ein zweites längeres Klötzchen a_1b_1 , von sonst gleichen Ausmaassen auf denselben Lehm und beschwert es in gleicher Weise wie ab , so dass $ap = a_1p_1$ ist, so sinkt

das Klötzchen a,b , zunächst viel weniger tief in den Lehm ein, aber viel tiefer unter a , als unter b .

Uebertragen wir die Verhältnisse auf den Stand der Versuchsperson, so ist zunächst (ruhigen und symmetrischen Stand vorausgesetzt) der Fall mit dem Klötzchen ab dem hohen Zehenstand zu vergleichen. Der Schwerpunkt des Körpers wird ziemlich genau in oder ein wenig vor den Fussballen der grossen Zehen, genauer gesagt senkrecht über der Mitte einer diese Punkte verbindenden Linie gelegen sein.

Würde sich jetzt, vergleichbar unserem Versuch mit dem Klötzchen a,b , der Schwerpunkt nicht ändern, sondern nur die drückende Fläche vergrössert werden, so müssten die vorderen Abschnitte des Fusses verhältnissmässig tiefer eindrücken als die hinteren, der Ballen der grossen Zehe und diese selbst also tiefer als die hintern auf dem Lehm befindlichen Theile des Fusses. Das ist nun nach meinen Versuchen in der Regel nicht der Fall. Der Ballen der kleinen Zehe war in den meisten meiner Versuche bei niedrigem Zehenstand ebenso tief, vielfach sogar tiefer eingedrückt als der Ballen der grossen Zehe und häufig auch tiefer als diese selbst. Besonders trat dies deutlich und schön zu Tage, wenn man Gypsabgüsse von den verschiedenen Fussspuren machte.

Hieraus würde man also zu schliessen haben, dass der Schwerpunkt des Körpers während der Erhebung auf die Zehen ein wenig nach vorn, etwa von dem Ballen der kleinen zu dem der grossen Zehe, mit gleichzeitiger Abrollung dieser Theile wandert.

Ich wende mich schliesslich noch zu der Beschreibung meines Fussmodells, sowie zu denjenigen Versuchen, welche Fräulein v. Linden mit demselben angestellt hat, um die Beziehungen zwischen dem Körpergewicht und den jeweiligen Spannungen des Wadenmuskels festzustellen. Diese vor etwa drei Jahren angestellten Versuche trugen viel zur Klärung der ganzen Angelegenheit bei und seien, wenn auch inzwischen ähnliche Versuche von anderer Seite veröffentlicht wurden, hier kurz mitgetheilt.

Das Modell (s. Fig. 14 a und b) bestand im Wesentlichen aus dem festen Fussgerüst ABC ($ABC = 122^\circ$, $AB = 13,5$, $BC = 9$ cm), in welches um eine horizontale Achse in B drehbar die Tibia, beziehungsweise der ganze, abgesteift gedachte Körper BE ($BE = 75$ cm) eingelenkt war. Die sogenannte Drehungsachse der Metatarsalköpfe

vom Fussgelenk *B* entfernt. Die Wadenmuskulatur griff ausserdem nicht an dem Stabe selbst, sondern entsprechend der Dicke des oberen Tibiaendes etwas weiter hinter dem Stabe an einem kleinen Fortsatz von 1,5 cm Länge an.

Die Muskeln wurden durch 4 mm dicke, im Querschnitt quadratische Gummistränge dargestellt. Fünf davon, mit Schnuren fest zusammengebunden, bildeten den Wadenmuskel, einer den *Tibialis anticus*, entsprechend den Angaben von R. Fick, dass die Strecker die Beuger etwa um das Fünffache übertreffen.

Die Versuche wurden nun folgendermaassen angestellt. Für jeden Centimeter Hub wurden 1. die Längen der Muskeln festgestellt, 2. die in ihnen bei diesen Längen enthaltene Spannkraft und 3. das Gewicht *P* bestimmt, welches (im Verein mit dem Gewicht des Modells) diesen Spannkraften der Muskeln das Gleichgewicht hielt, so dass also das Modell sich weder hob noch senkte, sondern in der gewünschten Höhe stehen blieb.

Zur Feststellung der in den Strängen bestehenden Spannkraften wurden, was wohl kaum zu bemerken nöthig ist, die elastischen Stränge durch immer zunehmende und auch abnehmende Gewichte auf die betreffenden Längen gebracht. Selbstverständlich gab es da immer kleine Differenzen, die aber, als für unsern Zweck bedeutungslos, dadurch ausgeglichen wurden, dass man aus den verschiedenen Messungen die Mittelzahlen nahm.

Aus den vielen, nach dieser Richtung hin angestellten Versuchen theile ich folgende als Beispiele mit.

Versuch 1.

Höhe des Hubes in cm	Gesammtbelastung Mod. + <i>P</i> in g	Länge des Wadenmuskels in cm	Spannung in demselben in g	Spannkraft Belastung	Hebel von <i>P</i> , Hebel von <i>W</i> in cm
0	1014	31,6	4632	4,56	$\frac{12,4}{4,1} = 3,02$
1	1084	31,0	4512	4,16	$\frac{11,9}{4,3} = 2,77$
2	1184	30,7	4412	3,73	$\frac{11,0}{4,5} = 2,44$
3	1354	30,3	4312	3,18	$\frac{10,5}{4,7} = 2,23$
4	1544	29,8	4212	2,66	$\frac{9,6}{4,9} = 1,96$
5	1734	29,4	4182	2,41	$\frac{8,5}{5,0} = 1,70$

Ohne Weiteres geht aus diesen Versuchen die schon früher von mir und Feuerstein gefundene Thatsache hervor, dass der Wadenmuskel im Anfang seiner Zusammenziehung unter viel ungünstigeren Verhältnissen arbeitet als an seinem Ende. Im Beginn des Hubes ist seine Spannung etwa viermal so gross als das gehobene Gewicht, am Ende nur etwa noch zweimal so gross.

Ueberträgt man diese Zahlen auf den menschlichen Körper, den man zu 60 kg annimmt, so würde die Wadenmuskulatur (d. h. beide Wadenmuskeln zusammengekommen) im Beginn der Erhebung auf die Zehen 240 kg, jeder also 120 kg Spannung aufweisen, am Ende des Hubes von etwa 5 cm dagegen mit 120, jeder also mit 60 kg Spannung auskommen¹⁾. In gleichem Sinne, wenn auch nicht in gleichem Maasse ändert sich das Verhältniss der Hebelarme von P und W , indem mit jedem Centimeter Hub der Hebelarm der Schwere kleiner, derjenige der Wadenmuskulatur grösser wird. Legt man diese zu Grunde, so würden die Spannungen eines Wadenmuskels nur zwischen etwa 90 und 50 kg schwanken.

Fischer²⁾ gibt das Verhältniss der beiden Hebel wie 1:3 an; die beidseitige Wadenmuskulatur würde also eine dreimal so starke Spannung aufzuweisen haben, als das Körpergewicht beträgt. Das gilt aber nur für den Anfang der Bewegung. Nach unseren Versuchen bewegt sich dieses Verhältniss, wenn man die Hebelarme selbst (am Modell) misst, von 1:3,02 bis 1:1,7; wenn man dagegen die Belastungen oder die Spannungen mit einander vergleicht von 1:4,56 bis 1:2,41.

Alle diese Zahlen sind selbstverständlich nur annähernd richtig; denn schon die mittlere Zugrichtung der Wadenmuskulatur genau zu bestimmen ist nicht leicht, vielleicht kaum möglich. Auch bewegt sich in dem Modell die Tibia nicht ganz ohne Zwang, und auch das Gewicht des Fusses ist nicht zu vernachlässigen. Schliesslich sind die letzteren Zahlen (4,56 bis 2,41) wahrscheinlich alle desshalb etwas

1) In dem von Feuerstein benutzten Modell war der Wadenmuskel etwa in C befestigt ($BC = 9$ cm); der Hebelarm der Wadenmuskulatur also etwa noch einmal so gross als in Wirklichkeit und an obigem Modell, dementsprechend wurden damals auch die Spannungen des Wadenmuskels am Modell etwa nur halb so gross, als oben mitgetheilt, gefunden.

2) Beiträge zur Muskelstatik. Erste Abhandlung. Bd. 23 der mathem.-physikal. Klasse der sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1896 S. 333.

zu gross, weil die Reibung der Hülse auf dem Stab namentlich im Beginn des Hubes nicht zu unterschätzen ist.

Bei den jetzigen Betrachtungen haben wir die Wadenmuskeln gegen die Schwere allein wirken lassen, in Wirklichkeit aber haben sie auch noch ihre Antagonisten zu überwinden, die sicherlich in keinem Augenblick während der Erhebung auf die Zehen oder gar während der verticalen Stellung ganz müssig sind. Spannt man auch diese in oben beschriebener Art in das Modell ein, so ändern sich natürlich die Verhältnisse, wie aus folgendem Versuch ersichtlich ist.

Versuch 2.

Gastrocnemius und Tibialis eingespannt. Sonst Anordnung wie oben.

Höhe des Hubes in cm	Gesamtbelastung Modell + P in g	Spannung im Wadenmuskel in g	Spannung Belastung
0	729	4630	6,35
1	839	4591	5,47
2	934	4408	4,72
3	1079	4905	3,99
4	1224	4210	3,44
5	1424	4182	2,93

Die Hebelarme, die Muskellängen u. s. w. bleiben natürlich die gleichen, die Verhältnisse zwischen Spannungen und Belastungen ändern sich aber in weiteren Grenzen. Im ersten Versuch schwankten sie zwischen 1:4,56 und 1:2,41, im zweiten dagegen zwischen 1:6,35 und 1:2,93. Es ist dies leicht verständlich; denn die Hebelarme des Tibialis anticus ändern sich in umgekehrtem Sinne wie die des Wadenmuskels. Der Tibialis anticus hat im Anfang des Hubes den grössten und am Ende desselben den kleinsten Hebelarm (vgl. Fig. 14 a und 14 b). Er wird also gerade im Anfang der Erhebung — nicht zu verschiedene Spannung in ihm vorausgesetzt — seinem Antagonisten, dem Wadenmuskel, am meisten zu schaffen machen. Dieser Unterschied in der Spannung des Wadenmuskels wäre natürlich noch grösser, wenn der Tibialis beim Erheben auf die Zehen immer schlaffer würde, was uns unbekannt ist. Wüchse allerdings mit der Erhebung in hohem Maasse seine Spannung (was wir auch nicht wissen), so würde hierdurch die Spannung des Wadenmuskels beim Hube andauernd um eine nahezu gleiche Grösse vermehrt werden,

^{Ycalen}langen Schlittschuhen, so ist der „Zehenstand“, genauer gesagt, der Stand auf den vorderen Spitzen der Eisen — ganz abgesehen von der grösseren Schwierigkeit des Balancirens — mit viel grösseren Kraftanstrengungen in den Wadenmuskeln verknüpft. Man verkürzt ^{8. 1. 1. 1.} desshalb instinctiv diesen Hebelarm der Schwere, indem man den Fuss/im Fussgelenk ausserordentlich stark streckt und gleich hoch in die Höhe steigt. Thut man dies nicht, so muss man sich sehr stark vornüberbeugen und die Wadenmuskeln ausserordentlich stark anspannen.

Bei der Anstellung aller oben erwähnten, oft recht anstrengenden Versuche, sowie bei den vielfachen photographischen Aufnahmen wurde ich in thatkräftiger Weise durch Herrn Dr. K. Bürker und Herrn stud. med. H. Breyer unterstützt, wofür ihnen an dieser Stelle noch besonders gedankt sei.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

ARCHIV
FÜR DIE GESAMMTE
PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. E. F. W. PFLÜGER,

ORD. ÖFFENTL. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES ZU BONN.

Rec'd JAN 31 1899

DREIUNDSIEBZIGSTER BAND.

ELFTES UND ZWÖLFTES HEFT.

MIT 1 TAFEL UND 40 TEXTFIGUREN.

BONN, 1898.

VERLAG VON EMIL STRAUSS.

Ausgegeben am 5. Januar 1899.

Inhalt.

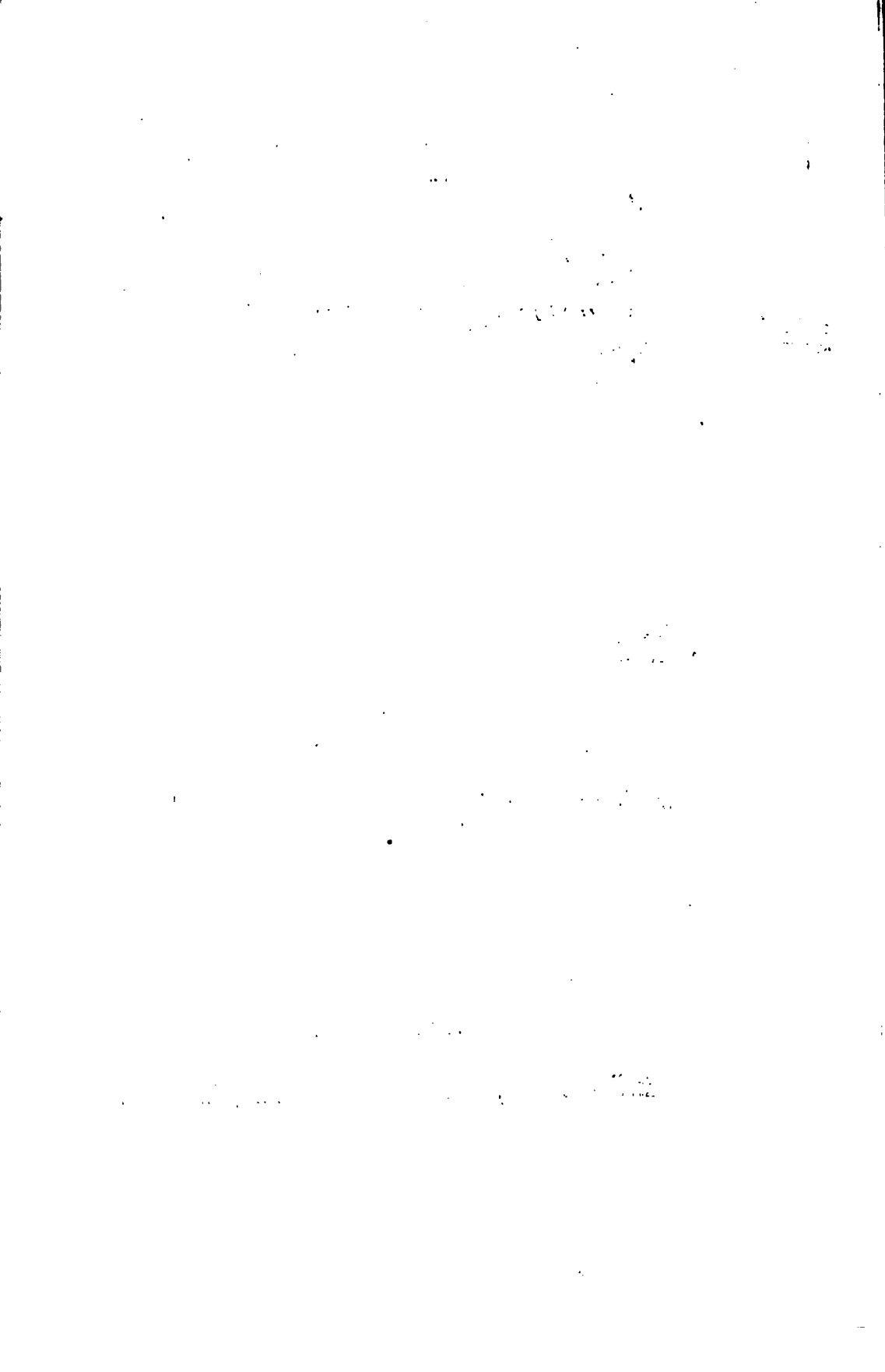
	Seite
Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Von Dr. Theodor Beer, Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität Wien. (Mit 14 Textfiguren)	501
Experimentelle Studien über die Ernährung des isolirten Säugethierherzens. Von Dr. Hans Rusch. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Rostock.) (Mit 12 Textfiguren und Tafel XI)	535
Ueber die Wirkung der ätherischen Oele auf Pilze. Von Th. Bokorny	555
Ueber den Cholestearingehalt der Blutkörperchen. Von Eberhard Hepner. (Aus dem chem. Laboratorium des physiol. Instituts der Universität Breslau)	595
Ueber den Mechanismus des Zehenstandes. Zum Theil nach Untersuchungen von Gräfin Dr. M. v. Linden. Von P. Grützner (Tübingen). (Mit 14 Textfiguren)	607

Die Herren Mitarbeiter

erhalten pro Druckbogen 30 M. Honorar
und 40 Sonderabzüge gratis.

Zusendungen für die Redaction sind, um Verwechselungen zu vermeiden, zu adressiren:

Herrn Professor Dr. E. Pflüger,
Bonu, Nussallee 172.



Mitte November erschien im unterzeichneten Verlage:

Unsere gegenwärtige Kenntnis
vom
Ursprung des Menschen.

Vortrag,
gehalten auf dem vierten internationalen Zoologen-Congress
in Cambridge am 26. August 1898

von
Ernst Haeckel
(Jena).

Mit erläuternden Anmerkungen und Tabellen.

Preis: 1 M. 60 Pf.

Emil Strauss, Verlagsbuchhandlung in Bonn.

4



16A-427

